

annales de zoologie écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON
CHAIRE D'AGRICULTURE
CENTRE DE GRIGNON

Trimestriel

1976

Vol. 8 - N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
Ann. Zool. - Écol. anim. AZEAAR 8 (4) 443-609 (1976)

AZEA8.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A.,
11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux,
91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint Genès
Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

- J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique » Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAUT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1976

Vol. 8 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

LES TAONS (*DIPTERA*, *TABANIDAE*) DU DÉPARTEMENT DES HAUTES-ALPES ⁽¹⁾

H. L. RAYMOND

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I. N.R.A.,
16, rue Claude-Bernard,
75231 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ

Des taons adultes ont été capturés en une centaine de stations du département des Hautes-Alpes de 1970 à 1975. Les captures ont été effectuées soit au piège « Manitoba », soit au filet à main, avec ou sans l'aide de gaz carbonique. Les 17 000 insectes récoltés appartiennent à 43 espèces dont 13 sont nouvelles pour ce département. La liste des taons des Hautes-Alpes comprend ainsi 44 espèces ou sous-espèces valides, dont les plus communes sont *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis*, *Philipomyia aprica*, *Tabanus quatuornotatus* et *Hybomitra caucasica*. Près de 1 400 larves, nymphes ou pontes ont été recueillies. Huit espèces ont été trouvées au stade larvaire. Les larves d'*Hybomitra auripila*, *Hybomitra montana*, *Tabanus rupium* et *Glaucops hirsutus* sont particulièrement abondantes dans la strate muscinale de la végétation. La nymphe d'*Hybomitra auripila* est parasitée par *Diglochis sylvicola*. De nombreux Hyménoptères parasitoïdes attaquent les pontes.

I. — INTRODUCTION

La Société d'Équipement du Département des Hautes-Alpes (S.E.D.H.A.) a fait appel au département de zoologie de l'I.N.R.A. au printemps 1970 pour développer une méthode de lutte contre les taons, cause de fortes nuisances pour l'homme sur la zone d'aménagement touristique des Orres-Pramouton (44°30'N, 6°33'E, 1 460 m) située à 8 km au sud-est de la ville d'Embrun (voir fig. 1).

Aucune expérience de lutte contre ces insectes n'avait eu lieu en France et aucune étude fondamentale récente de leur biologie n'y avait été réalisée. Le seul travail original de quelque importance sur les taons de France remontait à plus de 40 ans

⁽¹⁾ Recherches effectuées avec l'aide matérielle de la S.E.D.H.A. (1970-1971) et de la D.G.R.S.T. (1972, 1973 et 1975) et en vue de la soutenance d'une thèse de doctorat ès-sciences naturelles à l'Université Paris VI.

(SURCOUF, 1924). La révision des espèces de Suisse de BOUVIER (1945) comporte plusieurs observations biologiques intéressantes sur les espèces alpines. Mais ces mémoires traitent principalement de taxinomie et de faunistique. Par contre STAMMER (1924) consacre une note étoffée à la biologie et à l'anatomie des larves de cinq espèces d'Allemagne. Ce manque relatif de données sur le développement des taons d'Europe occidentale est souligné par les revues de littérature de MAGIMEL (non publié) et de JEZEK (1970 b).

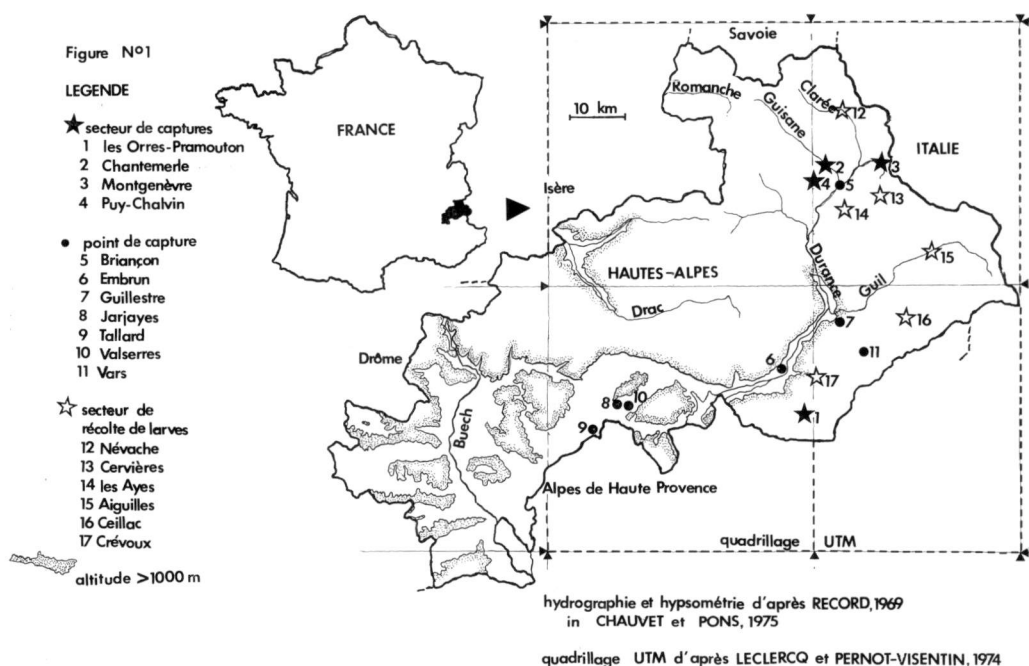


FIG. 1. — Secteurs d'étude dans le département des Hautes-Alpes

Une étude de base était donc le préalable nécessaire au choix et à la mise au point d'une méthode de lutte. Dans un premier temps il fallait identifier les espèces responsables de la nuisance et estimer leurs importances relatives par des captures systématiques d'adultes. Dans un second temps on devait tenter de découvrir les moyens de limiter les populations des espèces nuisibles. Le seul moyen de lutte applicable à court terme était la capture massive des adultes par pièges sur les zones à protéger (PAVLOVA, 1972 a). Une lutte chimique contre les larves (WILLIAMS et CREWE, 1967) ne pouvait être envisagée qu'à moyen terme. Quant à une lutte intégrée faisant largement appel aux ennemis naturels des taons (méthode jamais utilisée jusqu'à présent contre ces insectes), on ne devait la considérer que comme une possibilité à très long terme. Il était donc indispensable d'expérimenter des moyens de capture et de détecter et de décrire les habitats larvaires des principales espèces.

Après une enquête préliminaire (1970) et une campagne d'essais de pièges (1971) effectuées pour la S.E.D.H.A. le début d'une étude de base de l'écologie des taons a pu être réalisée dans le cadre d'une action concertée de la Délégation générale à la

Recherche scientifique et technique sur les écosystèmes montagneux du Briançonnais (région des Hautes-Alpes située à une cinquantaine de kilomètres au nord-est des Orres, autour de la ville de Briançon) en 1972, 1973 et 1975. Ces travaux ont porté essentiellement sur la répartition et la phénologie des insectes adultes, l'étude de l'écologie des stades larvaires n'étant qu'un objectif secondaire. Cette note introductive présente brièvement les méthodes générales utilisées dans l'étude des taons sur le terrain, résume les principaux résultats obtenus au stade actuel d'exploitation des données, qui seront exposés en détail dans les notes ultérieures, et donne une liste annotée des espèces de l'est du département des Hautes-Alpes.

2. — MÉTHODES GÉNÉRALES

Les taons ont des biologies larvaire et imaginale très différentes, comme la plupart des Diptères : leur étude fait donc intervenir des moyens très divers suivant le stade auquel on s'intéresse.

2. 1. — *Insectes adultes*

Chez les taons, seule la femelle est hématophage et uniquement à certaines périodes de sa vie, comme chez la majorité des Diptères d'intérêt médical. Le fonctionnement de nombreux types de pièges est fondé sur son comportement de recherche de l'hôte en vue d'obtenir un repas de sang (SKUFFIN, 1973). Une revue critique de la littérature disponible au début des travaux (RAYMOND, non publié *a*) a conduit à choisir le piège « Manitoba » (fig. 2) de THORSTEINSON, BRACKEN et HANEC (1965), de construction simple et économique, dont les bases comportementales et les performances pratiques dans les conditions de terrain de l'Amérique du Nord étaient relativement bien connues. Un dégagement de gaz carbonique, attractif puissant pour les femelles hématophages (EVERETT et LANCASTER, 1968), a été fréquemment utilisé pour améliorer le rendement des pièges. Les conditions d'observation sur le terrain ont fait adopter par la suite la capture au filet à main, éventuellement améliorée par un dégagement de gaz carbonique. Cette méthode traditionnelle permet des déplacements accélérés entre stations et une multiplication des relevés au cours de captures systématiques. Elle se prête bien aux captures ponctuelles isolées, effectuées en dehors des plans de captures systématiques.

Les plans de captures systématiques font partie intégrante des méthodes d'étude de la répartition et de la phénologie des insectes adultes. L'enquête préliminaire effectuée aux Orres à la fin de l'été 1970 n'a donné lieu qu'à quelques relevés qualitatifs. Les essais de pièges réalisés en 1971 se sont déroulés en 9 stations de la zone d'aménagement touristique, dispersées sur 600 ha, situées à différentes altitudes entre 1 400 m et 2 000 m et prélevées alternativement au cours du mois de juillet.

En Briançonnais près de 100 stations ont donné lieu à des relevés quantitatifs. Une vingtaine de ces stations sont réparties sur un itinéraire transect d'une portée de 7 km, de direction nord-est sud-ouest, situé en travers de la vallée de la Guisane au niveau du village de Chantemerle (à 7 km au nord-ouest de la ville de Briançon, voir figure 1) et présentant une dénivellation supérieure à 1 000 m avec une altitude maximale de 2 410 m. Quinze autres stations sont groupées sur un second transect (portée de 6 km, direction nord-sud, dénivellation supérieure à 500 m, altitude maximale égale à 2 350 m) perpendiculaire à la vallée de Montgenèvre (à 8 km au nord-est de la ville de Briançon). Les stations de ces deux transects ont fait l'objet de quatre jours de relevés au piège « Manitoba » appâté au gaz carbonique entre le 4 juillet et le 18 août 1972 et de 24 relevés au filet en présence d'un dégagement de gaz carbonique entre le 9 juillet et le 12 août 1973. Enfin 60 stations forment un circuit-échantillon parcourant une zone de 500 ha, présentant plus de 600 m de dénivellation avec une altitude maximale voisine de 2 500 m ; ces stations sont situées dans une vallée orientée d'ouest en est se trouvant sur le territoire de la commune de Puy-Chalvin, à 7 km à l'ouest de Briançon. Des prélèvements ont été effectués dans ces stations à 20 reprises au filet entre le 2 juillet et le 14 août 1975. Au total plus de 2 000 relevés différant par la date, l'heure et la station ont été effectués aux Orres ou en Briançonnais. Le choix des itinéraires-transects et du circuit-échantillon permet d'étudier l'effet de l'altitude, du versant et de la végétation sur le peuplement de taons au cours de la saison.

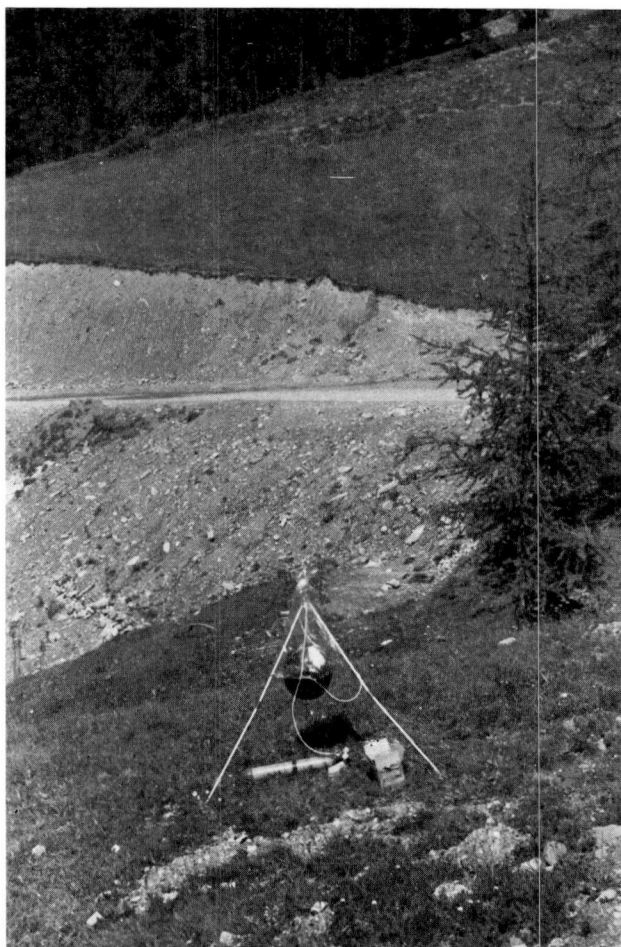


FIG. 2. — Piège de type « Manitoba » muni d'un tube de gaz carbonique, en fonctionnement dans une clairière du Mélèzin aux Orres-Pramouton au cours de l'été 1971 (photo H. L. Raymond)

2. 2. — Stades préimaginaux

Des prospections préliminaires de biotopes humides, au piochon, ont permis de délimiter grossièrement les gîtes larvaires de quelques espèces. Ensuite des prélèvements totaux de la strate muscinale de la végétation et de la couche superficielle du sol effectués sur de petites surfaces de gîtes larvaires ont donné une première estimation approchée de la densité et de la variété des peuplements larvaires et ont permis de décrire approximativement leur structure. Enfin des prélèvements isolés et dispersés de petite surface dans des milieux apparemment favorables ont confirmé le rôle de ces milieux dans l'habitat des larves de certaines espèces. L'étude quantitative d'un gîte larvaire d'une espèce particulière n'a été abordée qu'à la fin des travaux. Un carré de 4 a été délimité et quadrillé par un réseau orthogonal de maille égale à 1 m dans une prairie humide de faible pente apparemment favorable. Un prélèvement de sol superficiel et de végétation de 1 dm² a été effectué à chaque nœud du réseau. Chaque prélèvement est ensuite lavé et tamisé pour recueillir les larves âgées et les nymphes de taons et les gros invertébrés. Le résidu du lavage et du tamisage est ensuite desséché dans des entonnoirs placés sous des lampes à incandescence pour en extraire les jeunes larves et les petits invertébrés (TESKEY, 1962).

Les nymphes sont recueillies par la même méthode que les larves. Les masses d'œufs ont été récoltées par prospection de la végétation herbacée et arbustive à proximité des gîtes larvaires. Les nymphes ne se trouvent dans la nature qu'au printemps (en juin à cette altitude, sous cette latitude). Les œufs se récoltent de juillet à octobre. Les larves sont présentes tout au long de l'année. Les stades préimaginaux ont été recherchés dans les secteurs de recherches intensives sur les adultes (les Orres, Chantemerle, Montgenèvre, Puy-Chalvin) et dans d'autres localités du département (Névache, Cervières, les Ayes, Aiguilles, Ceillac et Crévoux, voir fig. 1).

3. — PRINCIPAUX RÉSULTATS

3. 1. — *Insectes adultes*

3. 1.1. — *Essais de pièges.*

On a montré sur le terrain que le piège « Manitoba » appâté au gaz carbonique prend 2 à 4 fois plus de taons qu'un piège identique non appâté. La différence d'efficacité entre un piège appâté et un piège non appâté diminue si les pièges sont proches ou si le nombre d'insectes capturés est faible. On ne note pas de différence significative de performances entre deux pièges « Manitoba » appâtés au gaz carbonique, provenant pour l'un de la sublimation progressive d'un bloc d'anhydride carbonique solide, pour l'autre de la détente contrôlée de gaz comprimé en tube d'acier. Le leurre visuel sphérique, noir et brillant du piège « Manitoba » est nécessaire à son fonctionnement, même en présence de gaz carbonique. Le remplacement de la jupe conique transparente du piège « Manitoba » par une jupe opaque noire réduit de 6 à 10 fois le nombre de taons pris. Le rythme maximal de capture atteint par un piège Manitoba appâté au gaz carbonique est de 180 insectes (*Tabanidae*) par heure (RAYMOND, non publié b).

L'étude d'un même ensemble de stations, effectuée au cours d'une saison par pièges « Manitoba » appâtés au gaz carbonique et au cours de la saison suivante par captures au filet à main en présence d'un dégagement de gaz carbonique a montré que 10 minutes de capture au filet donnent un nombre de taons équivalent ou supérieur à celui obtenu en une heure de fonctionnement du piège (8 à 9 insectes en moyenne dans les milieux les plus favorables).

3. 1.2. — *Présence saisonnière.*

La saison de présence des adultes de taons dans les conditions climatiques de l'étage subalpin dans les Alpes du sud commence vers le 15 juin et s'achève vers le 20 août. La période de vol massif se situe au cours de la seconde quinzaine de juillet. Cette période de vol massif correspond à la présence du plus grand nombre d'espèces différentes. La plupart des espèces les plus fréquentes sont présentes pendant la majeure partie de la saison de vol, mais leurs proportions relatives varient significativement entre le début et la fin de la saison. Ainsi *Tabanus quatuornotatus*, *Tabanus maculicornis* et *Hybomitra auripila* sont des espèces du début de la saison, tandis que *Tabanus glaucopsis* est une espèce de fin de saison. D'autre part des différences importantes dans la composition du peuplement d'un même ensemble de stations ont été observées entre deux années successives.

3. 1.3. — *Répartition locale.*

L'abondance relative du peuplement de taons est une fonction irrégulièrement décroissante de l'altitude, qui diminue très fortement au-dessus de 2 200 m. Le nombre d'espèces diminue également avec l'altitude. Les espèces les plus fréquentes sont généralement présentes à toutes les altitudes mais leurs proportions respectives sont différentes à l'étage montagnard et à l'étage alpin. Quelques espèces peu abondantes sont limitées aux plus basses altitudes. *Tabanus quatuornotatus*, *Hybomitra auripila*, *Hybomitra caucasica* et *Hybomitra montana* sont des espèces de fréquences croissantes en fonction de l'altitude, tandis que *Tabanus bromius* et *Tabanus maculicornis* ne sont très abondants qu'à basse ou moyenne altitude. Au cours des trois saisons d'observations sur les adultes du Briançonnais on a noté une abondance légèrement plus élevée en ubac. La pinède subalpine de pins à crochets, telle qu'elle est définie par CADEL et GILLOT (1963) est la formation végétale du Briançonnais où les taons sont les plus abondants et où le nombre de leurs espèces est le plus faible. Par contre le bocage montagnard est le milieu où se rencontrent le plus d'espèces. Les espèces les plus fréquentes se répartissent préférentiellement dans des groupes de stations voisines : ainsi la moitié des effectifs de *Philipomyia aprica*, espèce la plus fréquente en Briançonnais en 1973, provient de 4 stations contiguës sur la trentaine échantillonnée cette année-là.

3. 1.4. — *Répartition régionale.*

Des captures ponctuelles effectuées le long de grands transects régionaux (de portée supérieure à 100 km) entre le littoral méditerranéen et les massifs montagneux environnants ont permis de placer la faune des taons des Hautes-Alpes dans un ensemble zoogéographique cohérent. Les espèces caractéristiques des régions les plus élevées des secteurs observés dans les Hautes-Alpes se retrouvent avec régularité au-dessus de 1 000 m dans les Pyrénées-Orientales, les Cévennes et les Préalpes de Provence. Ainsi *Philipomyia aprica* et *Tabanus quatuornotatus* se rencontrent dans le massif du Canigou, au Mont Aigoual, au Mont Ventoux et dans la montagne de Lure (entre 1 400 et 2 000 m). Les espèces rares des fonds de vallées des Hautes-Alpes sont parfois abondantes à l'étage collinéen : c'est le cas de *Tabanus tergstinus*. La répartition des espèces à l'intérieur du département des Hautes-Alpes reflète ces tendances : la faune s'enrichit en allant du nord-est, région la plus élevée et la plus continentale (Briançonnais) au sud-ouest (Gapençais).

3. 1.5. — *Observations diverses.*

Des captures au filet sur des inflorescences d'Ombellifères ont donné des mâles et des femelles de plusieurs espèces : *Philipomyia aprica*, *Dasyrhamphus ater*, *Hybomitra caucasica*, *Hybomitra montana*, *Tabanus bromius* et *Tabanus glaucopis*. Le comportement de voltige des mâles de *Philipomyia aprica* a été observé dans une prairie humide au crépuscule, à la fin du mois de juillet. Des mâles d'*Hybomitra caucasica* et *Hybomitra montana* ont été également aperçus en voltige au-dessus des buissons en bocage montagnard. BOUVIER (1945) avait décrit ce comportement de *P. aprica* en Suisse. Une femelle de *Tabanus quatuornotatus* a été trouvée dans une becquée de mésange (*Parus montanus*, *Paridae*) par FROISSART (communication personnelle). Enfin la possibilité d'une autogénèse totale ou partielle a été mise en

évidence chez *Hybomitra montana*, *Tabanus rupium*, *Glaucops hirsutus* et *Haematopota pluvialis* par dissection des ovaires de femelles vierges aussitôt après émergence. Ce phénomène encore mal connu chez les taons (BOSLER et HANSENS, 1974) avait été signalé par PAVLOVA (1972 b) chez *H. montana* et *H. pluvialis* en Sibérie mais était inconnu chez les deux autres espèces.

3. 2. — Stades préimaginaux

3. 2.1. — Inventaire.

Plus de 1 200 larves ou nymphes et plus de 120 pontes (représentant en puissance environ 36 000 taons) ont été récoltées. L'élevage des larves âgées et des nymphes a donné 8 espèces différentes : *Chrysops caecutiens*, *Hybomitra auripila*, *Hybomitra montana*, *Tabanus regularis*, *Tabanus bromius*, *Tabanus rupium*, *Glaucops hirsutus*, *Haematopota pluvialis*. La larve de *C. caecutiens* a été décrite en détail par JEZEK (1970 a), celle d'*H. montana* par IVANISHCHUK (1970), celle de *T. bromius* par SURCOUF et FISCHER (1924) et celle d'*Haematopota pluvialis* par JEZEK (1971). Les larves des autres espèces n'étaient ni décrites ni connues.

3. 2.2. — Écologie.

La découverte d'un nombre élevé de larves d'*H. auripila*, *H. montana*, *T. rupium* et *G. hirsutus* a montré une association fréquente entre la présence des larves et certaines formations végétales hygrophiles où la strate muscinale est très développée. La densité du couvert herbacé et arbustif, la pente, l'épaisseur de la litière, le type d'écoulement des eaux et la flore permettent de distinguer les habitats préférentiels de ces quatre espèces. TESKEY (1969) place les mousses au premier rang des habitats larvaires du genre *Hybomitra* en Amérique du Nord, mais peu d'études phytoécologiques des gîtes larvaires de taons ont été publiées (DUKES, EDWARDS et AXTELL, 1974). De même on a noté une association étroite entre arbustes du genre *Salix* et pontes de taons à proximité de gîtes larvaires d'*H. auripila* et *T. rupium*. Un premier inventaire des ennemis naturels des stades préimaginaux a pu être effectué. Des Hyménoptères parasitoïdes sont présents sur la plupart des lieux de pontes à la fin de l'été. Ils attaquent un grand nombre de masses d'œufs (plusieurs exemplaires de ces parasitoïdes sont en cours de détermination au centre d'identification de l'O.I.L.B.). Des larves de *Mermithidae* (*Nematoda*) ont été obtenues de larves de taons : ces parasites sont rares dans nos relevés. Des Hyménoptères parasitoïdes se développent aux dépens des nymphes d'*H. auripila*, *H. montana* et *G. hirsutus*. Un de ces parasitoïdes a été identifié à *Diglochis sylvicola* WALKER (BOUCEK, communication personnelle), dont l'hôte est *H. auripila*. Si les cas de parasitisme des œufs ont été fréquemment signalés (DUKES et HAYS, 1971) et si le genre *Diglochis* était connu comme parasite de la nymphe de taons en Amérique du Nord (JAMES, 1963), la relation entre *D. sylvicola* et *H. auripila* était inconnue. Le parasitisme des nymphes de *G. hirsutus* et *H. montana* était également ignoré. La comparaison de la faune de gros invertébrés associée aux gîtes larvaires et du comportement alimentaire des larves en captivité permet de penser que les lombrics et les larves de *Tipulidae* et de *Chironomidae* (*Diptera*) sont les proies les plus probables des larves âgées dans les conditions naturelles. Les larves de *Tabanidae* elles-mêmes sont des proies potentielles

dans les gîtes fortement peuplés : la prédation intraspécifique a été observée à plusieurs reprises sur le terrain, souvent aux dépens de la larve de dernier stade en période prénymphale (période d'immobilité), chez *H. auripila* et *H. montana*.

4. — LISTE DES ESPÈCES

Plus de 99 p. 100 des 17 266 adultes récoltés et identifiés proviennent des secteurs de capture des Orres et du Briançonnais. Les captures ponctuelles isolées ont donné 0,5 p. 100 des effectifs et les élevages de larves âgées 0,3 p. 100. Les captures isolées ont été effectuées à Briançon, Embrun, Guillestre, Jarjays, Tallard, Valsesres et Vars (voir fig. 1).

4. 1. — Classification

Les adultes obtenus ont été séparés par leur morphologie d'après la classification des espèces européennes de CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972). Une seule espèce présente des variations d'importance taxinomique : *Tabanus spodopterus* dont les deux sous-espèces d'Europe occidentale, *T. s. spodopterus* et *T. s. ibericus* sont présentes dans les Hautes-Alpes. Les variations observées chez les autres espèces ne correspondent à aucun taxon actuellement valide. Les exemplaires de *Chrysops caecutiens* appartiennent à la forme typique et à la forme pale « ludens Loew, 1858 ». Plusieurs exemplaires d'*Hybomitra auripila* décolorés par l'âge et les intempéries ne doivent pas être confondus avec la forme « jacobi Bouvier, 1945 » d'*Hybomitra aterrima* (LECLERCQ, communication personnelle). Par contre une femelle du genre *Hybomitra*, obtenue par élevage d'une larve semblable à celles d'*H. auripila* récoltée dans un gîte larvaire de cette espèce, et donc en excellent état, a été déterminée comme appartenant à cette forme « jacobi Bouvier, 1945 », telle qu'elle est définie par LECLERCQ (1966). Deux exemplaires d'*Hybomitra caucasica* des Orres (sur plus de 1 000 récoltés dans le département) correspondent à la forme « hariettae Muschamp, 1939 ». Deux exemplaires (sur une cinquantaine) d'*Atylotus fulvus* appartiennent à la forme « rufipes Meigen, 1820 ». Les formes « cognatus Loew, 1858 » et « rubra Muschamp, 1939 » sont présentes en grand nombre avec la forme typique de l'espèce *Tabanus glaucopis* : ces formes sont peu distinctes, ne présentent pas de répartition particulière et sont reliées à la forme typique par de nombreux intermédiaires. Nous avons récolté au total 34 espèces valides différentes (voir tabl. 1).

4. 2. — Faunistique

En l'absence d'étude faunistique antérieure sur les taons du département des Hautes-Alpes, les résultats actuels seront comparés aux données cartographiques récentes de LECLERCQ et PERNOT-Visentin (1974) : nous avons retenu les 4 cases U.T.M. de la cartographie des invertébrés européens correspondant à la plus grande partie des Hautes-Alpes (voir fig. 1) pour établir une liste des espèces précédemment citées des environs des Orres et de Briançon. Cette liste comprend 30 espèces (tabl. 2, colonne B) auxquelles nous ajoutons 14 espèces et sous-espèces : *Hybomitra lundbecki*, *H. bimaculata*, *Chrysops caecutiens*, *Atylotus loewianus*, *Tabanus exclusus*, *T. uni-*

TABLEAU I

Liste et effectifs des espèces de taons récoltées dans le département des Hautes-Alpes de 1970 à 1975, par ordre de fréquences décroissantes

Espèce	Effectif	Fréquence
<i>Tabanus bromius</i> LINNÉ, 1758	5 288	30,63
<i>Haematopota pluvialis</i> (LINNÉ, 1758)	3 584	20,76
<i>Philipomyia aprica</i> (MEIGEN, 1820)	2 962	17,16
<i>Tabanus quatuornotatus</i> MEIGEN, 1820	1 425	8,25
<i>Hybomitra caucasica</i> (ENDERLEIN, 1925)	1 182	6,85
<i>Tabanus maculicornis</i> ZETTERSTEDT, 1842	806	4,67
<i>Tabanus glaucopsis</i> MEIGEN, 1820	770	4,46
<i>Hybomitra auripila</i> (MEIGEN, 1820)	340	1,97
<i>Hybomitra montana</i> (MEIGEN, 1820)	268	1,55
<i>Tabanus rupium</i> BRAUER, 1880	94	0,54
<i>Atylotus loewianus</i> (VILLENEUVE, 1920)	78	0,45
<i>Haematopota ocelligera</i> (KRÖBER 1922)	78	0,45
<i>Atylotus fulvus</i> (MEIGEN, 1820)	52	0,30
<i>Tabanus tergestinus</i> EGGER, 1859	48	0,28
<i>Hybomitra distinguenda</i> (VERRALL, 1909)	39	0,23
<i>Chrysops caecutiens</i> (LINNÉ, 1758)	38	0,22
<i>Tabanus sudeticus</i> ZELLER, 1842	37	0,21
<i>Tabanus bovinus</i> LINNÉ, 1758	29	0,17
<i>Tabanus cordiger</i> MEIGEN, 1820	25	0,14
<i>Glaucoptis hirsutus</i> (VILLERS, 1789)	22	0,13
<i>Dasyrhamphus ater</i> (ROSSI, 1790)	22	0,13
<i>Hybomitra bimaculata</i> (MACQUART, 1826)	17	0,10
<i>Atylotus rusticus</i> (LINNÉ, 1767)	15	0,09
<i>Tabanus regularis</i> JAENNICKÉ, 1866	13	0,08
<i>Tabanus spodopterus</i> MEIGEN, 1820	10	0,06
<i>Tabanus unifasciatus</i> LOEW, 1858	7	0,04
<i>Haematopota italica</i> MEIGEN, 1804	6	0,03
<i>Tabanus briani</i> LECLERCQ, 1962	3	0,02
<i>Hybomitra aterrima</i> (MEIGEN, 1820)	2	0,01
<i>Tabanus autumnalis</i> LINNÉ, 1761	2	0,01
<i>Hybomitra lundbecki</i> LYNEBORG, 1959	1	0,01
<i>Tabanus exclusus</i> PANDELLÉ, 1883	1	0,01
<i>Tabanus rectus</i> LOEW, 1858	1	0,01
<i>Tabanus tinctus</i> WALKER, 1850	1	0,01
Total	17 266	

fasciatus, *T. briani*, *T. regularis*, *T. rectus*, *T. autumnalis*, *T. spodopterus ibericus*, *T. bovinus*, *T. tinctus*, et *Glaucoptis hirsutus* (tabl. 2, colonne A). La liste des espèces et sous-espèces valides des Hautes-Alpes est ainsi portée au nombre de 44 (tabl. 2). Il est également intéressant de comparer les récoltes des Hautes-Alpes aux données récentes de la littérature sur les autres départements des Alpes méridionales. Sur les 27 espèces citées par LECLERCQ (1973) des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence, 22 ont été retrouvées dans les Hautes-Alpes (tabl. 2, colonne C). Les 5 espèces absentes de nos relevés et citées des Alpes-Maritimes proviennent de stations situées au-dessous de 800 m. PERNOT-VISENTIN et BEAUCOURNU-SAGUEZ (1974),

TABLEAU 2

Liste des espèces de taons des Hautes-Alpes d'après (A) nos récoltes et (B) LECLERCQ et PERNOT-VISENTIN (1974), des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence d'après LECLERCQ (1973), (C), et PERNOT-VISENTIN et BEAUCOURNU-SAGUEZ (1974), (D)

	A	B	C	D
1. <i>Pangonius micans</i> MEIGEN, 1820	—	+	+	—
2. <i>Chrysops caecutiens</i> (LINNÉ, 1758)	+	—	+	—
3. <i>Hybomitra auripila</i> (MEIGEN, 1820)	+	+	+	—
4. <i>Hybomitra aterrima</i> (MEIGEN, 1820)	+	+	—	—
5. <i>Hybomitra caucasica</i> (ENDERLEIN, 1925)	+	+	—	—
6. <i>Hybomitra borealis</i> (FABRICIUS, 1781)	—	+	—	—
7. <i>Hybomitra lundbecki</i> LYNEBORG, 1959	+	—	—	—
8. <i>Hybomitra tropica</i> (LINNÉ, 1758)	—	+	—	—
9. <i>Hybomitra bimaculata</i> (MACQUART, 1826)	+	—	—	—
10. <i>Hybomitra distinguenda</i> (VERRAIL, 1909)	+	+	+	—
11. <i>Hybomitra montana</i> (MEIGEN, 1820)	+	+	—	—
12. <i>Atylotus fulvus</i> (MEIGEN, 1820)	+	+	—	—
13. <i>Atylotus locwianus</i> (VILLENEUVE, 1920)	+	—	+	+
14. <i>Atylotus rusticus</i> (LINNÉ, 1767)	+	+	—	—
15. <i>Tabanus quatuornotatus</i> MEIGEN, 1820	+	+	+	—
16. <i>Tabanus rupium</i> BRAUER, 1880	+	+	+	—
17. <i>Tabanus bifarius</i> LOEW, 1858	—	+	+	—
18. <i>Tabanus glaucopis</i> MEIGEN, 1820	+	+	+	+
19. <i>Tabanus exclusus</i> PANDELLÉ, 1883	+	—	+	+
20. <i>Tabanus cordiger</i> MEIGEN, 1820	+	+	+	—
21. <i>Tabanus unifasciatus</i> LOEW, 1858	+	—	—	—
22. <i>Tabanus briani</i> LECLERCQ, 1962	+	—	+	—
23. <i>Tabanus regularis</i> JAENNICKÉ, 1866	+	—	+	—
24. <i>Tabanus bromius</i> LINNÉ, 1758	+	+	+	+
25. <i>Tabanus maculicornis</i> ZETTERSTEDT, 1842	+	+	+	—
26. <i>Tabanus tergestinus</i> EGGER, 1859	+	+	+	—
27. <i>Tabanus rectus</i> LOEW, 1858	+	—	+	—
28. <i>Tabanus autumnalis</i> LINNÉ, 1761	+	—	—	—
29. <i>Tabanus spodopterus spodopterus</i> MEIGEN, 1820	+	+	—	—
30. <i>Tabanus spodopterus ibericus</i> OLSUFJEV, MOUCHA et CHVALA, 1967 ..	+	—	—	—
31. <i>Tabanus sudeticus</i> ZELLER, 1842	+	+	+	—
32. <i>Tabanus bovinus</i> LINNÉ, 1758	+	—	+	+
33. <i>Tabanus tinctus</i> WALKER, 1850	+	—	—	—
34. <i>Glaucops hirsutus</i> (VILLERS, 1789)	+	—	—	—
35. <i>Haematopota pandazisi</i> (KRÖBER, 1936)	—	+	—	—
36. <i>Haematopota italica</i> (MEIGEN, 1804)	+	+	+	+
37. <i>Haematopota gallica</i> (SZILADY, 1923)	—	+	—	—
38. <i>Haematopota ocelligera</i> (KRÖBER, 1922)	+	+	+	—
39. <i>Haematopota pluvialis</i> (LINNÉ, 1758)	+	+	+	—
40. <i>Haematopota scutellata</i> (OLSUFJEV, MOUCHA et CHVALA, 1964)	—	+	—	—
41. <i>Haematopota crassicornis</i> WAHLBERG, 1848	—	+	—	—
42. <i>Philipomyia graeca</i> (MEIGEN, 1820)	—	+	+	—
43. <i>Philipomyia aprica</i> (MEIGEN, 1820)	+	+	+	+
44. <i>Dasyrhamphus ater</i> (ROSSI, 1790)	+	+	+	—
Espèces des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence absentes des Hautes-Alpes :				
<i>Nemorius vitripennis</i> (MEIGEN, 1820)	—	—	+	—
<i>Tabanus paradoxus</i> JAENNICKÉ, 1866	—	—	—	+
<i>Tabanus lunatus</i> FABRICIUS, 1794	—	—	+	—
(Classification de CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA, 1972)				

dans une étude portant sur 42 départements français, signalent 8 espèces des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence (tabl. 2, colonne D), dont 7 sont présentes dans nos relevés. On peut donc penser que nos récoltes donnent une image assez exacte des peuplements de taons des Alpes du Sud, au moins pour les espèces les plus communes. Si nous ne citons pas d'espèce nouvelle pour la faune de France, nous avons retrouvé *Glaucops hirsutus*, connu d'une seule localité en France (LECLERCQ et PERNOT-VISENTIN, 1974) et signalé dans quatre autres pays d'Europe seulement (CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA, 1972). Cette espèce est classée comme rare et non hématophage. Nous ne l'avons jamais obtenue au piège ou au filet qui nous ont permis de récolter plus de 17 000 femelles. Par contre ses larves sont en moyenne aussi fréquentes que celles d'*H. auripila*, *H. montana* ou *T. rupium* et elles sont très abondantes dans leurs gîtes larvaires. Cette contradiction apparente est à rapprocher de la possibilité d'autogenèse montrée chez la femelle. Il est possible que ce taon se reproduise entièrement de manière autogène en un seul cycle gonadotrophique, ce qui expliquerait son absence des captures au piège et au filet à proximité de l'homme, et sa rareté apparente dans son aire de répartition. Une autre découverte intéressante est la confirmation de la présence de *Tabanus spodopterus ibericus* dans les Alpes françaises. Un paratype de cette espèce provient en effet du département de l'Isère (OLSUFJEV, MOUCHA et CHVALA, 1967). Enfin la présence de *Tabanus briani* en Briançonnais étend vers le nord l'aire de répartition de cette espèce dans les Alpes françaises.

4. 3. — Composition du peuplement

L'image du peuplement des Hautes-Alpes donnée ici est une vue synthétique regroupant les résultats des prospections de divers milieux à diverses périodes de la saison de vol des adultes au cours de plusieurs années. Les influences de ces divers facteurs seront montrées dans des publications ultérieures. Cependant cette image simplifiée permet de séparer les espèces les plus abondantes ou les plus communes des espèces rares. Un très petit groupe d'espèces domine nettement le peuplement : il est constitué de *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis* et *Philipomyia aprica* qui forment plus des deux tiers des effectifs capturés (tabl. 1). On peut considérer comme fréquentes, au niveau de cette étude, les espèces de fréquence supérieure à 1. p 100 : *Tabanus quatuornotatus*, *Hybomitra caucasica*, *Tabanus maculicornis*, *Tabanus glaucopis*, *Hybomitra auripila* et *Hybomitra montana*. Ces espèces peuvent avoir une importance locale ou temporaire supérieure à leur importance moyenne exprimée ici par leur fréquence. Les trois espèces dominantes et les six espèces fréquentes représentent à elles seules plus de 96 p. 100 des captures.

4. 4. — Zoogéographie

Après avoir établi une liste des taons des Hautes-Alpes, il convient de déterminer sur cette base le domaine zoogéographique auquel appartient ce département. Une représentation graphique (fig. 3) a été préférée à une énumération fastidieuse de catégories et d'espèces. Chaque point du graphique représente une aire de répartition (Europe, Europe et Sibérie occidentale, etc.) et est placé en fonction de l'extension en longitude, latitude et altitude de cette aire. Les espèces ayant ce type de réparti-

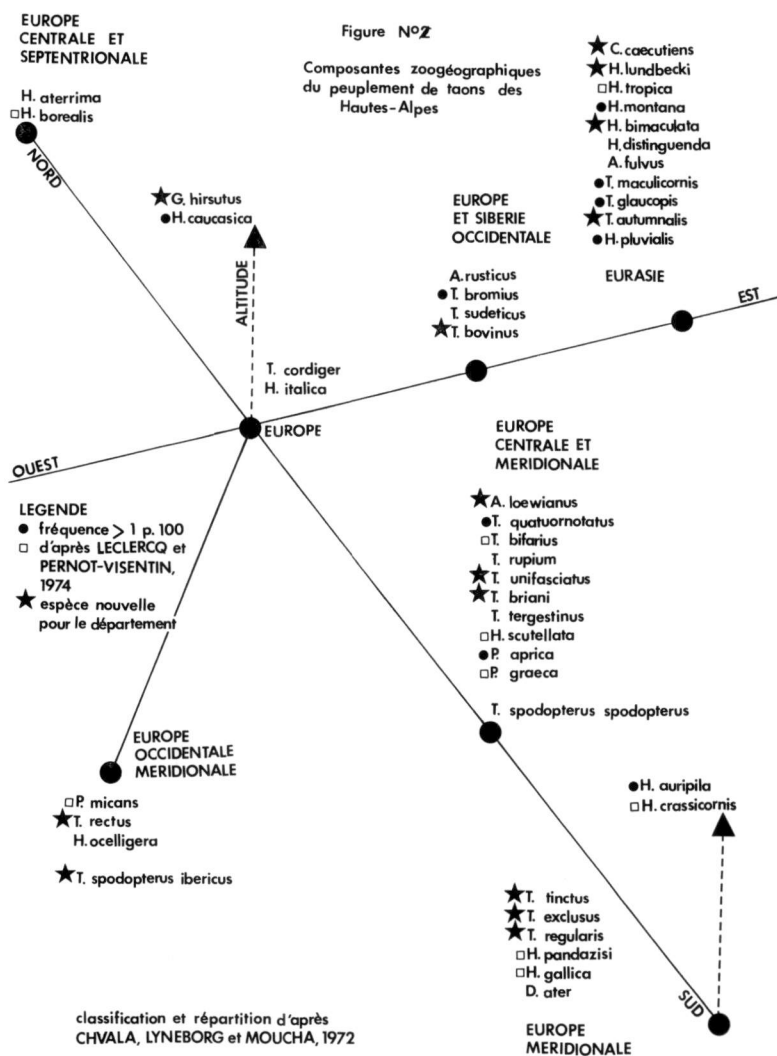


FIG. 3. — Composantes zoogéographiques du peuplement de taons des Hautes-Alpes

tion sont indiquées à proximité de ce point. Les types de répartition ont été empruntés à CHVALA, MOUCHA et LYNEBORG (1972). Les espèces présentes dans toute l'Europe ont été séparées en espèces strictement européennes, espèces répandues en Europe et en Sibérie jusqu'à 100° de longitude est (région du lac Baïkal) et en espèces eurasiatiques atteignant l'extrême-orient sur la base des révisions de LECLERCQ (1960 et 1966). Les points situés à droite du graphique correspondent à de vastes aires de répartition (Eurasie) et aux espèces les plus communes (*T. bromius*, *H. pluvialis*, *T. maculicornis*). Ils ont donc peu d'intérêt en classification zoogéographique. Ils montrent seulement l'importance quantitative des éléments eurasiatiques dans le peuplement de taons des Hautes-Alpes. Les points correspondant à des répartitions

plus limitées sont plus intéressants. Ils mettent en évidence une triple influence méridionale (17 espèces ou sous-espèces d'Europe centrale ou méridionale), occidentale (4 espèces ou sous-espèces d'Europe du sud-ouest) et montagnarde (4 espèces d'altitude) qui décrit bien la position géographique des Hautes-Alpes dans la région paléarctique.

Reçu pour publication en mai 1976.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le professeur OLSUFJEV (Institut Gamalei, Moscou) et le docteur LECLERCQ (Beyne-Heusay) qui ont bien voulu vérifier certaines de nos déterminations, le docteur BOUCEK (O.I.L.B., Genève) pour l'identification de parasites, le docteur MATILE (Museum national d'Histoire naturelle) et notre collègue O. PERNOT-VISENTIN (Laboratoire d'Écologie animale, Université de Besançon) qui nous ont permis d'examiner leurs collections, ainsi que notre collègue J. P. LYON qui nous a transmis ses récoltes des Hautes-Alpes. Nous tenons aussi à remercier M. P. CHANEL, ingénieur à la S.E.D.H.A., pour l'intérêt constant qu'il a porté à ces recherches.

SUMMARY

THE HORSE-FLIES (*DIPTERA*, *TABANIDAE*) OF THE UPPER ALPS DEPARTMENT. GENERAL METHODS, MAIN RESULTS AND SPECIES LIST

Adult horse-flies were collected in a hundred stations or so of the upper Alps department between 1970 and 1975. The catches were carried out either with a « Manitoba » trap or a hand-net with or without CO₂. The 17 000 insects collected belong to 34 species, 13 of which are new to this department. The list of upper Alps horse-flies includes therefore 44 valid species or under-species among which the commonest are : *Tabanus bromius*, *Haemotopota pluvialis*, *Philipomya aprica*, *Tabanus quatuornotatus* and *Hybomitra caucasica*. Nearly 1 400 larvae, nymphs or layings were gathered. The *Hybomitra auripila*, *Hybomitra montana*, *Tabanus rupium* and *Glaucops hirsutus* are particularly numerous in the mose stratum of vegetation. The *Hybomitra auripila* nymph is parasitized by *Diglochis sylvicola*. Many parasitic Hymenoptera attacked the layings

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOSLER E. M., HANSENS E. J., 1974. Natural Feeding Behavior of Adult Saltmarsh Greenheads, and its Relation to Oogenesis. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 321-324.
- BOUVIER G., 1945. Les Tabanidés de la Suisse. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **19**, 409-466.
- CADEL G., GILOT J. C., 1963. Feuille de Briançon (XXXV-36). *Doc. pour la Carte de la Vég. des Alpes*, **1**, 91-140.
- CHAUVET P., PONS P., 1975. Les Hautes-Alpes. Hier, aujourd'hui, demain... Société d'Étude des Hautes-Alpes, Gap, 2 vol., 1022 p.
- CHVALA M., LYNEBORG L., MOUCHA J., 1972. The Horse Flies of Europe (*Diptera*, *Tabanidae*). Entomological Society of Copenhagen, Copenhagen, 500 p.
- DUKES J. C., EDWARDS T. D., AXTELL R. C., 1974. Distribution of larval *Tabanidae* (*Diptera*) in a *Spartina alterniflora* salt marsh. *J. med. Entomol.*, **11**, 79-83.
- DUKES J. C., HAYS K. L., 1971. Seasonal Distribution and Parasitism of Eggs of *Tabanidae* in Alabama. *J. econ. Entomol.*, **64**, 886-889.
- EVERETT R., LANCASTER J. L. JR., 1968. A comparison of animal and dry ice baited traps for the collection of Tabanids. *J. econ. Entomol.*, **61**, 863-864.

- IVANISHCHUK P. P., 1970. De la morphologie et de la classification des larves de taons (*Diptera, Tabanidae*) de la province d'Ivanovo (en russe). *Nashkomye-Perenoschiki Zaraznykh Zabolevanij*, **46**, 137-153.
- JAMES H. G., 1963. Larval habitats, development and parasites of some *Tabanidae* (*Diptera*) in southern Ontario. *Can. Entomol.*, **95**, 1223-1232.
- JEZEK J., 1970 a. Larvae and pupae of four european *Chrysops* species (*Diptera, Tabanidae*). *Acta entomol. bohemoslov.*, **67**, 375-383.
- JEZEK J., 1970 b. Zum Stand der Erforschung der Bremsenlarven (*Diptera, Tabanidae*) in Europa. *Informationsbericht der Landwirtschaftlichen Hochschule Nitra-Biologische Grundlagen der Landwirtschaft*, **8**, 117-122.
- JEZEK J., 1971. Larven und Puppen der Art *Heptatoma pellucens* (FABR.) und vier europäischer Arten der Gattung *Haematopota* MEIG. (*Diptera, Tabanidae*). *Acta entomol. bohemoslov.*, **68**, 341-351.
- LECLERCQ M., 1960. Révision systématique et biogéographique des *Tabanidae* (*Diptera*) paléarctiques. I. *Pangoniinae* et *Chrysopinae*. Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 77 p.
- LECLERCQ M., 1966. Révision systématique et biogéographique des *Tabanidae* (*Diptera*) paléarctiques. II. *Tabanidae*. Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 237 p.
- LECLERCQ M., 1973. *Tabanidae* (*Diptera*) des Alpes-Maritimes. *Pirineos*, **109**, 63-72.
- LECLERCQ M., PERNOT-VISENTIN O., 1974. Atlas provisoire des insectes de France. *Diptera Tabanidae*. O.P.I.E., Versailles, 3 p., 93 cartes.
- MAGIMEL J., non publié. *Tabanidae*. Biologie des stades préimaginaux. Diplôme d'entomologie médicale O.R.S.T.O.M., 1956, 38 p.
- OLSUFJEV N. G., MOUCHA J., CHVALA M., 1967. Zur Taxonomie und Verbreitung der europäischen und kleinasiatischen Arten der *Tabanus bovinus*-Gruppe (*Diptera, Tabanidae*). *Acta entomol. bohemoslov.*, **64**, 304-313.
- PAVLOVA R. P., 1972 a. Essai de lutte contre les taons au pâturage à l'aide de pièges avec insecticides (en russe). *Vopr. vet. arakhno-entomol. vet. sanit.*, **4**, 62-66.
- PAVLOVA R. P., 1972 b. Développement autogène des ovaires chez quelques espèces hématophages de taons (en russe). In *Zoologicheskoe Problemy Sibiri*. S.O. A.N. S.S.S.R., Nauka, Novosibirsk, 154-155.
- PERNOT-VISENTIN O., BEAUCOURNU-SAGUEZ F., 1974. Les *Tabanidae* (*Diptera*) de France. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **43**, 142-155.
- RAYMOND H., non publié a. Revue bibliographique sur la biologie des *Tabanidae* (*Diptera*). D.E.A. Biologie animale (Entomologie), Université de Paris VI, 1969, 67 p.
- RAYMOND H., non publié b. Rapport sur l'étude des taons (*Diptera, Tabanidae*) des Orres (Hautes-Alpes). S.E.D.H.A., Gap, 1972, 20 p.
- SKUFJIN N. V., 1973. Méthodes d'étude et de capture des taons (en russe). A.N. S.S.S.R., Nauka, Leningrad, 104 p.
- STAMMER H. J., 1924. Die Larven der Tabaniden. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **1**, 121-170.
- SURCOUF J. M. R., 1924. Les Tabanides de France et des pays limitrophes. Lechevalier, Paris, 261 p.
- SURCOUF J. M. R., FISCHER E., 1924. Notes sur la vie larvaire et nymphale du *Tabanus bromius* L. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **20**, 232-237.
- TESKEY H. J., 1962. A method and apparatus for collecting larvae of *Tabanidae* (*Diptera*) and invertebrates inhabitants of wetlands. *Proc. entomol. Soc. Ont.*, **92**, 204-206.
- TESKEY H. J., 1969. Larvae and pupae of some eastern north American *Tabanidae*. *Mem. entomol. Soc. Can.*, **63**, 1-147.
- THORSTEINSON A. J., BRACKEN G. K., HANEC W., 1965. The orientation behaviour of horse flies and deer flies (*Tabanidae, Diptera*). III. The use of traps in the study of orientation of Tabanids in the field. *Entomol. exp. appl.*, **8**, 189-192.
- WILLIAMS P., CREWE W., 1967. Studies on the control of the vectors of loiasis in West Africa. VIII. An attempt to control loiasis at Kumba, West Cameroon. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **61**, 148-158.

TOXICITÉ *PER OS*, A L'ÉGARD DU COBAYE, DE DIVERS NITROPHÉNOLS UTILISÉS COMME HERBICIDES

G. GROLLEAU

*Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

RÉSUMÉ

Nous nous sommes proposés de comparer la toxicité de divers nitro-phénols utilisés en France comme herbicides, à l'égard du Cobaye. Le cobaye a été choisi de préférence au Rat blanc, car plus proche du Lièvre de par son régime alimentaire, celui-ci étant l'espèce risquant de subir les conséquences des traitements aux colorants nitrés en agriculture.

Nous avons expérimenté le DNP et son sel d'ammonium, le DNC et ses sels de sodium, d'ammonium, le DNBP sous forme technique et son sel d'ammonium, ainsi que certaines de leurs formulations.

Les deux sexes paraissent avoir une sensibilité comparable à l'égard des divers nitro-phénols étudiés. Si l'on exprime les doses léthales trouvées en équivalent DNP, nous trouvons comme valeurs des DLO et DL 100 : 65 et 85 mg/kg pour le DNP, 35 et 41 mg/kg pour le DNC, 15-19 et 27 mg/kg pour le DNBP. Le noyau DNP voit donc sa toxicité augmenter deux fois sous la forme substituée DNC et quatre fois sous la forme DNBP.

Nous nous sommes proposés de comparer la toxicité des divers nitro-phénols utilisés à l'heure actuelle en France comme herbicides et de voir si la formulation de ces produits sous forme de solution huileuse avait une influence sur leur toxicité. Le Cobaye a été choisi comme animal expérimental, car ce Rongeur herbivore risque plus que le Rat blanc d'avoir une sensibilité, à l'égard de ces toxiques, proche de celle du Lièvre qui est l'animal sauvage risquant *a priori* de subir les conséquences d'un large emploi des colorants nitrés herbicides en agriculture.

I. — CONDITIONS GÉNÉRALES

Les produits utilisés ont été les suivants :

1. le dinitro-2,4 phénol ou DNP : produit cristallisé purifié,
2. le sel d'ammonium du DNP : produit cristallisé technique à 96,5 p. 100,

3. le dinitro-4,6 ortho crésol ou DNC : produit cristallisé à la pureté de 99,5 p. 100,
4. une solution huileuse de DNC : spécialité commerciale à 160 g de DNC au l,
5. le sel de sodium du DNC : produit cristallisé purifié à 99,9 p. 100,
6. le sel d'ammonium du DNC : produit cristallisé à la pureté de 99,6 p. 100.
7. une formulation huileuse du sel d'ammonium du DNC : spécialité commerciale à 50 p. 100 environ de matière active,
8. le dinitro-2,4 butyl sec.-2 phénol ou DNBP : produit technique,
9. une solution huileuse de DNBP : spécialité commerciale à 45 p. 100 environ de matière active,
10. une formulation huileuse du sel d'ammonium du DNBP : spécialité commerciale à 135 g au l de matière active.

Les Cobayes utilisés provenaient d'un élevage extérieur au laboratoire et étaient manifestement d'origine raciale diverse. Il s'agissait d'adultes pesant en général de 300 à 550 g et comportant plus de mâles que de femelles (145 contre 30).

Les spécialités commerciales huileuses ont été mises en émulsion dans de l'eau contenant 1,5 g de gélose pour 1 litre d'eau distillée, la gélose étant destinée à stabiliser l'émulsion. Par suite, les produits cristallisés ont été dissous dans de l'eau également gélosée pour homogénéiser les conditions d'expérience. Le titre des solutions et émulsions a toujours été vérifié par analyse chimique.

L'administration a été faite par ingestion forcée à l'aide d'une sonde œsophagienne métallique montée sur une seringue de 1 ou 2 cm³ dont la graduation était en 1/20 de cm³ et permettait l'appréciation du 1/40 cm³.

Les animaux en expérience étaient mis en cages individuelles dans une salle à température constante (19 à 21 degrés centigrades) ; l'eau et la nourriture étaient à leur libre disposition.

2. — RÉSULTATS DES ESSAIS EFFECTUÉS AVEC LE DNP

On a utilisé deux solutions en eau gélosée titrant 2,5 g de DNP dans 100 cm³ et 1,93 g de sel d'ammonium dans 100 cm³. Les résultats sont résumés dans le tableau 1.

Ces données ne permettent pas le calcul valable des DL₅₀. On voit néanmoins que la DLO du DNP se situe certainement aux alentours de la dose de 65 mg par kg et que sa DL₁₀₀ est de l'ordre de 85 mg par kg.

Quant au sel d'ammonium du DNP, sa DLO se situe probablement vers la dose de 70 mg/kg et sa DL₁₀₀ vers celle de 95 mg/kg. Mais si nous exprimons ces doses en poids de DNP contenu dans le sel d'ammonium, nous trouvons, après calcul, une DLO de 64,4 et une DL₁₀₀ de 87,4 mg/kg.

Il apparaît donc que le DNP administré en solution aqueuse possède la même toxicité pour le Cobaye, sous la forme de phénol ou sous celle de son sel d'ammonium et qu'on peut retenir les doses de 65 et 85 mg/kg comme valeurs approximatives de la DLO et de la DL₁₀₀.

TABLEAU I

Toxicité per os du DNP à l'égard du Cobaye (ingestion forcée)

43 mâles d'un poids moyen de 376,2 g (261 à 450 g)

Produit	Nombre d'animaux	Dose administrée (mg/kg)	Mortalité	Remarques
DNP	2	35	0	
	1	40	0	
	2	45	0	
	2	50	0	
	2	60	0	
	5	70	1	quelques troubles mort en 2 h 45
	2	75	2	morts en 1 h 45
	5	80	3	morts en 3 h 30 à 4 h
	2	85	2	morts en 2 h 15
	2	90	2	morts en 10 mn et 1 h 15
DNP NH ₄	2	68	0	
	2	72	1	mort en 2 h 10
	2	77	0	troubles
	5	82	2	morts en 3 et 6 h
	5	87	2	morts en 1 h 45 et 4 h
	2	92	2	morts en 35 mn et 1 h

3. — RÉSULTATS DES ESSAIS EFFECTUÉS AVEC LE DNC

Nous avons utilisé les préparations suivantes (en eau gélosée) :

- une solution à 2,7 g de DNC dans 100 cm³,
- une solution huileuse de DNC en émulsion au titre de 1,2 g de DNC dans 100 cm³,
- une solution de sel de sodium du DNC à 1,54 g dans 100 cm³,
- une solution de sel d'ammonium du DNC à 1,52 g dans 100 cm³,
- une formulation huileuse de sel d'ammonium du DNC en émulsion au titre de 1,58 g de sel dans 100 cm³.

Les résultats expérimentaux sont résumés dans le tableau 2.

Les essais faits avec le sel de sodium du DNC peuvent laisser penser que les femelles seraient un peu moins sensibles au DNC que les mâles, puisqu'à la dose de 45 mg/kg nous avons une mortalité de trois individus sur trois chez les mâles et seulement de un sur quatre chez les femelles et que la mort de tous les individus du lot est atteinte à 45 mg/kg chez les mâles et 50 mg/kg chez les femelles. Mais il convient d'être prudent avant d'affirmer cette différence selon le sexe, car l'hétérogénéité certaine des animaux d'expérience peut avoir joué un rôle dans ces résultats.

TABLEAU 2

*Toxicité per os du DNC à l'égard du Cobaye (ingestion forcée)*60 mâles d'un poids moyen de 409,3 g (241 à 836)
et 22 femelles de poids moyen 382 g (225 à 701 g)

Produit	Animaux		Dose administrée (en mg/kg)	Mortalité	Remarques
	nombre	sexe			
DNC	3	♂	38	0	
	2	—	—	0	
	3	♂	43	1	mort en 3 h 40
	2	♂	—	2	morts en 4 h 30 et 6 h 20
	3	♂	49	3	morts en 30 mn à 4 h 15
	2	♂	—	2	morts en 1 h 45 et 6 h 45
	1	♂	54	1	mort en 1 h 35
	1	♂	65	0	aucun trouble
	1	♂	—	1	morte en 3 h
	1	♂	70	1	mort en 2 h 30
	1	♂	—	1	mort en 1 h 25
	1	♂	76	1	mort en 7 h
	1	♂	86	1	mort en 2 h 45
DNC huile	2	♂	32	0	troubles légers
	5	—	36	1	mort en 4 h 10
	5	—	40	5	morts en 3 à 5 h
	2	—	44	5	morts en 3 h 30 et 4 h 30
DNC Na	2	♂	30	0	
	2	—	35	1	mort en 1 h 30
	6	—	40	5	morts en 3 à 4 h
	3	—	45	3	morts en 4 à 5 h 30
	4	♂	—	1	morte en 1 h
	1	♂	50	1	mort en 2 h
	4	♂	—	4	morts en 2 à 4 h
	1	♂	55	1	mort en 1 h 50
	4	♂	—	4	morts en 1 h 50 à 4 h 45
DNC N:I ₄	1	♂	40	0	
	2	—	45	0	troubles légers
	2	—	50	1	mort en 5 h 30
	2	—	55	2	morts en 6 h et plus
DNC NH ₄ huile	1	♂	32	0	
	2	—	37	0	
	2	—	42	1	mort en 2 h
	3	—	47	0	troubles
	1	—	53	0	
	1	♂	—	0	
	1	♂	58	1	mort en 2 h 10
	1	♂	—	1	morte en 24 h

Ici non plus on ne peut calculer de DL 50. Tout au plus, peut-on donner pour chacun des produits une valeur approximative de la DLO et de la DL 100 à l'égard du Cobaye mâle :

	DLO (mg/kg)	DL 100 (mg/kg)
DNC.....	40	45
DNC, solution huileuse	35	40
DNC, Na	30-35	45
DNC NH ₄	45	55
DNC NH ₄ , formulation huileuse ..	40	60

Remarquons en outre que la valeur de 45 mg /kg prise comme DL 100 du sel de sodium, est probablement une estimation forte, car lors d'essais ultérieurs (voir le § 4), la dose de 40 mg/kg a assuré une mortalité totale dans deux lots de cinq mâles et cinq femelles. Les sels de sodium et d'ammonium du DNC paraissent donc avoir une toxicité un peu différente de celle du DNC ; mais il convient, pour en juger, d'exprimer les doses non en poids de sel mais en poids du DNC qu'ils contiennent. Ce calcul étant fait, les valeurs *approximatives* des DLO et DL 100 sont les suivantes :

	DLO (mg/kg)	DL 100 (mg/kg)
Pour le DNC.....	40	45
Pour le sel de sodium du DNC	27-32	41
Pour le sel d'ammonium du DNC .	42	51

Les différences observées ne sont sans doute pas significatives compte tenu du protocole expérimental.

4. — RÉSULTAT DES ESSAIS EFFECTUÉS AVEC LE DNBP

Nous avons utilisé les préparations suivantes (toujours en eau gélosée) :

- une solution de DNBP à 3,02 g dans 100 cm³,
- une solution huileuse de DNBP en émulsion au titre de 3,38 g de DNBP dans 100 cm³
- une formulation huileuse du sel d'ammonium du DNBP en émulsion au titre de 2,25 g de sel dans 100 cm³.

Les résultats sont résumés dans le tableau 3.

La DLO du DNBP se trouve donc entre 20 et 25 mg /kg et sa DL₁₀₀ vers 35 mg/kg.

TABLEAU 3

Toxicité per os du DNBP à l'égard du Cobaye (ingestion forcée)

35 mâles d'un poids moyen de 488,2 g (332 à 706 g)
et 3 femelles de poids moyen 509 g (507 à 510 g)

Produit	Animaux		Dose administrée (mg/kg)	Mortalité	Remarques
	Nombre	sexe			
DNBP	2	♂	20	0	troubles légers
	4	♂	25	0	troubles
	1	♂	—	1	morte en 24 h
	3	♂	30	2	morts en 24 h
	2	♂	—	2	morts en 4 h 30
	2	♂	35	2	morts en 2 h 50 et 3 h 15
	2	—	50	2	morts en 2 h 40 et 24 h
	2	—	65	2	morts en 4 h 30 et 5 h
	2	—	75	2	morts en 7 h et 24 h
	2	—	85	2	morts en 1 h 45 et 3 h 15
DNBP huile	3	♂	23	1	mort en 6 h 20
	3	—	28	3	morts en 5 et 22 h
	2	—	34	2	morts en 4 h 30 et 23 h
DNBP NH ₄ huile	2	♂	19	0	
	3	—	23	1	mort en 22 h
	3	—	26	3	morts en 4 h 30 et 18 h

La solution huileuse du DNBP a une DLO inférieure à 23 mg/kg et une DL₁₀₀ se situant vers 28 mg/kg. Elle semblerait un peu plus toxique, mais le nombre d'animaux mis en expérience est insuffisant pour l'affirmer.

Le sel d'ammonium en formulation huileuse a une DLO qui paraît se situer vers 20 mg/kg et une DL₁₀₀ vers 26 mg/kg. Si pour tenir compte du plus grand poids moléculaire du sel d'ammonium, on exprime ces doses en poids du DNBP qu'il contient, on trouve alors, après calcul, respectivement 19 et 24 mg/kg.

5. — INTOXICATION PAR DOSES JOURNALIÈRES RÉPÉTÉES

Nous avons réalisé une expérience avec administration répétée un petit nombre de jours (2 à 4) d'une solution de sel de sodium du DNC. Ceci est à l'image d'animaux sauvages se nourrissant pendant quelques jours aux dépens de plantes traitées.

Les résultats expérimentaux sont résumés dans le tableau 4.

La dose de 40 mg/kg avait été retenue comme très voisine de la DL₁₀₀ en ingestion unique. On voit, d'après les résultats, qu'elle a effectivement provoqué

TABLEAU 4

*Toxicité per os du sel de sodium du DNC,
administré à des Cobayes par ingestion forcée répétée*

15 mâles d'un poids moyen de 630,4 g (449 à 1 008 g)
et 15 femelles de poids moyen 602,1 g (469 à 770 g)

Animaux		Doses administrées (en mg/kg)	Mortalité	Effet
Nbre	Sexe			
5	♂	10 × 3 = 30	0	aucun trouble
5	—	10 × 4 = 40	0	—
5	—	40 × 1 = 40	5	morts en 1 h 45 à 17 h
5	♀	20 × 3 = 60	2	morts en 2 et 3 j.
5	—	30 × 2 = 60	4	morts en 3 h à 2 j.
5	—	40 × 1 = 40	5	morts en 1 h 35 à 18 h

une mortalité totale dans les deux lots servant de référence et composés l'un de mâles l'autre de femelles.

La dose de 10 mg/kg, soit le quart de la DL 100, se situe au-dessous du seuil de toxicité, puisque administrée durant trois ou quatre jours consécutifs, elle ne provoque aucun trouble apparent, bien qu'au total on ait dépassé la DLO (1^{er} lot) ou même atteint la DL 100 (2^e lot) déterminées en ingestion unique (tabl. 5).

TABLEAU 5

*Récapitulatif des doses léthales, en mg par kg,
des divers nitro-phénols, à l'égard du Cobaye,
en ingestion forcée unique*

	En masse moléculaire		En équivalent		
	DL 0	DL 100	DL 0	DL 100	
DNP	65	85	65	85	DNP
DNP NH ₄	70	95	65	88	
DNC	40	45	40	45	DNC
DNC huile	35	40	35	40	
DNC Na (♂)	30-35	40-45	27-32	36-41	
DNC NH ₄	45	55	42	51	
DNC NH ₄ huile ..	40	60	37	56	
DNBP	20-25	35	20-25	35	DNBP
DNBP huile	23	28	23	28	
DNBP NH ₄ huile .	20	26	19	24	

La dose de 20 mg/kg, qui est inférieure à la DLO, administrée trois jours successifs, provoque une mortalité partielle. Il en est de même avec la dose de 30 mg/kg, médiane entre la DLO et la DL 100. Dans les deux cas, il fût administré une fois et demie le DL 100 en ingestion unique. Il y aurait donc un certain pouvoir cumulatif du DNC pour le Cobaye.

6. — DISCUSSION

Les indications fournies par ces essais se résument ainsi :

1. les deux sexes paraissent avoir à l'égard des nitro-phénols étudiés une sensibilité sinon semblable du moins très voisine,
2. les sels de sodium et d'ammonium ont pratiquement la même toxicité que les phénols correspondants quand on exprime les doses de ces sels en poids du phénol qu'elles contiennent.

Par suite, les données recueillies permettent de donner les valeurs *approximatives* pour les DLO et DL 100 des phénols étudiés :

	DLO (mg/kg)	DL 100 (mg/kg)
DNP	65	85
DNC	40	45
DNBP	20-25	35

Les trois phénols ont donc une toxicité nettement différente. Si en tenant compte de leurs masses moléculaires qui sont respectivement de 184, 198 et 242, on exprime les DLO et les DL 100 en leur équivalent en DNP, on trouve les valeurs suivantes : 35 et 41 mg/kg pour le DNC et 15-19 et 27 mg/kg pour le DNBP. Autrement dit, le noyau DNP voit sa toxicité augmenter deux fois sous la forme substituée DNC et quatre fois sous la forme DNBP.

Dans la littérature, nous n'avons trouvé qu'une seule donnée relative à la toxicité, par voie orale, d'un composé phénolique à l'égard du Cobaye. La plupart des données sont relatives au Rat blanc de laboratoire.

— DNP : selon GIBAN (1948) sa DLO pour le Rat blanc est supérieure à 50 mg/kg. Ce chiffre semble en accord avec ce que nous avons trouvé pour le Cobaye, tandis qu'un autre auteur NEGHERBON (1959) indique une DL 50 Rat de 35 mg/kg.

— DNC : les DL 50 pour le Rat varient, dans l'ensemble, de 26 à 40 mg/kg selon les auteurs BRITISH CROP PROTECTION COUNCIL (1974), DALGAARD-MIKKELSEN, POULSEN (1962), DE LAFAUR (1966), FABRE, TRUHAUT (1954), GEORGE (1960), RUDD, GENELLY (1956), TUCKER, CRABTREE (1970); seul GIBAN (1948, 1953) trouve une DLO d'environ 80 mg/kg, 36 mg/kg pour son sel de sodium, 54 pour son sel de baryum et 42 pour son sel de calcium. Nos chiffres trouvés pour le Cobaye sont concordants (35 à 41 mg/kg) avec ceux de la majorité des auteurs.

— DNBP : la seule donnée trouvée pour le Cobaye, RUDD, GENELLY (1956) nous fournit une DL (?) de 25 mg/kg, ce qui est tout à fait en accord avec nos chiffres (DL₀ = 15-19 mg/kg, DL₁₀₀ = 27 mg/kg). Là, le Cobaye se montre plus sensible que le Rat blanc, pour lequel les DL₅₀ des divers auteurs varient de 40 mg/kg GEORGE, (1959) à 58 mg/kg, BRITISH CROP PROTECTION COUNCIL (1974).

Par voie dermale, ces composés sont beaucoup moins toxiques, puisque nous trouvons (NEGHERBON, 1959).

pour le DNP une DL₁₀₀ de 700 mg/kg chez le Cobaye,
— DNC — 500 —

Malgré tout, la pénétration à travers la peau n'est pas à négliger, notamment, en nature, pour les Lièvres recevant des pulvérisations, celle-ci venant s'ajouter à la toxicité par ingestion de végétaux traités.

Une évaluation approchée de la dose mortelle du DNC, pour le Lièvre, nous est fournie par M^{lle} de LAVAU (1966) : environ 20 mg/kg. Celui-ci serait donc plus sensible que le Cobaye que nous avons pris comme référence. Il conviendrait d'en tenir compte dans une évaluation du risque théorique d'intoxication pour cette espèce.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

ORAL TOXICITY OF VARIOUS NITRO-PHENOLS USED AS HERBICIDES IN GUINEA-PIG

The toxicity in guinea-pig of various nitro-phenols used as herbicides in France shall be compared. Guinea-pig was chosen rather than albino rat because its diet is quite similar to that of the hare, the species of which is more likely to undergo the consequences of the treatments with nitrated colouring-matters in agriculture.

We tested DNP and its ammonium salt, DNC together with its sodium and ammonium salts, DNBP under its technical form and its ammonium salt as well as some of their formulations.

Both sexes seem to have a comparable sensitiveness to the various phenols studied. If we express the lethal dose obtained as DNP equivalents, we obtain the following values for DL₀ and DL₁₀₀ : 65 and 85 mg for DNP, 35 and 41 mg/kg for DNC, 15-19 and 27 mg/kg for DNBP. DNP nucleus has a toxicity increased twofold under the substituted form DNC and fourfold under the DNBP form.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRITISH CROP PROTECTION COUNCIL : Pesticide Manual, 4^e édition, 1974, 565 p.
DALGAARD-MIKKELSEN S. V., POULSEN E., 1962. Toxicology of herbicides. *Pharm. Rev.*, **14** (2), 225-250.
DE LAVAU E., 1966. Recherches sur le métabolisme et la répartition du dinitro, 4-6, orthocresol chez le Lapin. Applications à l'étude des risques pour le gibier pouvant résulter des emplois de ce composé comme herbicide en agriculture. Thèse, 185 p.
FABRE R., TRUHAUT R., 1954. Toxicologie des produits phytopharmaceutiques, 272 p.
GEORGE J.-L., 1960. Some primary and secondary effects of herbicides on wildlife. Forestry Symposium : « Herbicides and their use in forestry », 40-73.

- GIBAN J., 1948. Essai sur Rat blanc de quelques colorants dinitrés comme poison d'ingestion. *Ann. Épiphyties*, **16**, 1-5.
- GIBAN J., 1953. Toxicité comparée des sels de sodium, baryum et calcium du dinitroorthocresol à l'égard du rat blanc et du vairon. *Ann. Épiphyties*, **1**, 13-22.
- GROLLEAU G., 1967. Intoxication expérimentale de lièvres par le DNOC. *Phytiatr. Phytopharm.*, **16**, 23-25.
- NEGHERBON W. O., 1959. Handbook of toxicology. Vol. III. Insecticides. National Academy of Sciences, National Research Council, 289-308.
- RUDD R. L., GENELLY R. E., 1956. Pesticides : their use and toxicity in relation to wildlife. *Game bull.* (7), 89-92.
- TUCKER R. K., CRABTREE D. G., 1970. Handbook of toxicity of pesticides to wildlife, 131 p.
-

PRÉSENCE DANS L'AGRO-ÉCOSYSTÈME
DU DELTA RHODANIEN
D'UN HÔTE INTERMÉDIAIRE
DE *LYDELLA THOMPSONI* HERTING,
DIPT., TACHINIDAE,
PARASITE DE LA PYRALE DU MAÏS

P. F. GALICHET et A. RADISSON

Station de Zoologie,
Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Dans le delta du Rhône, la Pyrale du Maïs (*Ostrinia nubilalis* HBN.) est parasitée par le Tachinaire *Lydella thompsoni*; toutefois, la concordance des cycles des deux insectes est mal assurée au printemps.

On a montré qu'*Archanara geminipuncta* HAW. (Noctuidae) se développant dans les roseaux, peut servir d'hôte à ce Tachinaire à cette saison.

L'extension probable en Europe du cycle biologique qui est décrit ici est discutée.

Le rôle joué par *Lydella thompsoni* HERTING dans la régulation des populations de la Pyrale du Maïs *Ostrinia nubilalis* HBN. a été établi par les travaux de nombreux auteurs (THOMPSON et PARKER, 1928; BAKER *et al.*, 1949; GUENNELON et AUDEMARD, 1960; HSIAO et HOLDAWAY, 1966...). La présence de ce parasite sur le continent américain résulte d'ailleurs d'une introduction délibérée réalisée vers 1920 peu de temps après que la présence de son hôte y ait été constatée.

Une certaine confusion règne dans la littérature à propos de l'identité systématique du Tachinaire. Une révision récente (HERTING, 1959) conclut à la présence en Europe de six espèces du genre *Lydella*; une seule d'entre elles, *L. thompsoni*, étant parasite d'*O. nubilalis*. Ce Tachinaire a été dans le passé identifié à *L. senilis* MEIG., *L. griseus* R. D., *L. juvenilis* ROND., ou même *L. stabulans* MEIG. Cette confusion systématique déjà ancienne en a entraîné d'autres à propos notamment des insectes-

hôtes. MESNIL (1955) cite trois de ceux-ci pour l'Europe à côté d'*O. nubilalis*: *Cacoecia rosana* L. (Tortricidae), *Tapinostola elymi* WEIS. (Noctuidae) et *Hydrocampa verticalis* HBN. (Pyralidae). Cependant, HERTING (1960) ne considère pas que ces hôtes énumérés par MESNIL, d'après une compilation de la littérature, soient valables. Il ne les retient pas dans sa monographie et ses justifications sont les suivantes : en premier lieu, le cas de parasitisme concernant *C. rosana* a été observé en Belgique (VAN DEN BRANDE et VERBECKE, 1949) or, l'espèce *L. thompsoni* n'est pas présente dans ce pays. Ensuite l'hôte *T. elymi* appartient à *Lydella ripae* BRISCHKE et non pas à *L. thompsoni*. Enfin, *Hydrocampa verticalis* serait parasité par une espèce mal caractérisée et complètement énigmatique, *Lydella hydrocampae* ROBINEAU-DESVOIDY (1830), (HERTING, communication personnelle).

En France, GUENNELON (1972) ne cite aucun hôte secondaire pour *L. thompsoni* mais ANGLADE (1972) reconnaît que pour certains, *Sesamia nonagrioides* LEF., (Noctuidae) peut être parasité par ce Tachinaire.

Aux États-Unis où la plupart des auteurs continuent à dénommer *L. grisescens* R. D. l'espèce qui vit aux dépens de la Pyrale du Maïs, on lui connaît les hôtes suivants : *Archanara subearnea* KELL. (Noctuidae) (COLE, 1929), *Ostrinia penitalis* GRO. (Pyralidae) et *Papaipena nebris* GUEN. (Noctuidae) (SCHAFFNER, 1953). En 1966, HSIAO et HOLDAWAY entreprennent une série de recherches qui établissent que le parasite issu des larves d'*O. nubilalis* est susceptible d'attaquer les larves de *Papaipena nebris* et inversement. Ils montrent ensuite que dans la nature *P. nebris* constitue effectivement au printemps un hôte intermédiaire pour le Tachinaire.

L'existence d'hôtes secondaires pour *L. thompsoni* en Europe, ou *L. grisescens* en Amérique, revêt une importance primordiale (DUDICH, 1928 ; PAILLOT, 1928). En effet, la concordance chronologique entre l'hôte principal *O. nubilalis* et son parasite n'est généralement pas assurée au printemps (fig. 1). La diapause hivernale d'*O. nubilalis* se prolonge de telle sorte que les larves de la première génération n'apparaissent pas avant les mois de juin ou juillet. Par contre, le développement annuel du Tachinaire ne subissant qu'un simple ralentissement hivernal sans diapause véritable, l'activité de l'insecte est reprise beaucoup plus précocement. En France méridionale, les adultes de la première génération apparaissent dès le mois de mars et leur longévité n'est pas suffisante pour les maintenir en vie jusqu'à l'été.

A l'occasion d'un programme d'études sur les Lépidoptères endophytes de l'agro-écosystème du delta rhodanien, des recherches furent conduites à l'intérieur des peuplements graminéens du type roselière ou cannier. C'est ainsi qu'entre les mois d'avril et juillet, la présence des larves d'une Noctuelle, *Archanara geminipuncta* ⁽¹⁾ HAW. a pu être constatée dans les roselières à *Phragmites communis*. Ces larves sont souvent très nombreuses puisque la proportion de roseaux attaqués peut parfois approcher 15 p. 100. Une partie de cette population a été trouvée parasitée par un Diptère Tachinaire déterminé par HERTING comme étant *L. thompsoni* ⁽²⁾.

Des observations quantitatives furent alors effectuées au cours des mois de mai et juin 1975 dans trois phragmitaies dont deux sont situées en Camargue aux Mas de Fiérouze et Giraud, tandis que la troisième est proche de l'étang de Berre. Des tiges de roseaux montrant des traces d'attaques par lépidoptères endophytes sont prélevées.

⁽¹⁾ Nous sommes redevables de cette détermination à R. GIRARD et à C. DUFAY. Nous les en remercions.

⁽²⁾ Nous remercions le docteur B. HERTING pour cette détermination.

Les insectes présents à l'intérieur sont identifiés, dénombrés et mis en élevage individuellement jusqu'à la nymphose ou la mort si celle-ci survient prématurément. Dans ce cas, le cadavre est disséqué afin de déceler l'éventuelle présence d'un parasite. De plus, il arrive fréquemment que l'on retrouve des cadavres d'*A. geminipuncta* à l'intérieur du végétal et que ceux-ci soient accompagnés d'une ou de plusieurs pupes de *L. thompsoni*. Ces larves mortes sont dénombrées séparément puis prises en compte dans le calcul du taux de parasitisme final. Le taux de parasitisme des larves vivantes au moment du prélèvement est calculé également (tabl. 1).

TABLEAU I

Parasitisme d'Archanara geminipuncta HAW. par *Lydella thompsoni*

Dates	Localités	Nombre de tiges	Nombre de larves vivantes ou mortes	Parasitisme pour cent	
				Larves vivantes ou mortes	Larves vivantes seulement
22-5-1975	Fiélouze	24	20	10	10
27-5-1975	Fiélouze	123	38	18	0
27-5-1975	Giraud	115	45	62	26
29-5-1975	Fiélouze	143	42	38	4
29-5-1975	Giraud	145	71	62	21
3-6-1975	Étang de l'Olivier	109	24	21	0
18-6-1975	Fiélouze	120	7	71	0
18-6-1975	Giraud	157	9	33	0
TOTAL		936	256	—	—
Moyenne		—	—	43	10

Le niveau moyen du parasitisme exercé par *L. thompsoni* sur son hôte est de l'ordre de 43 p. 100. Ce niveau peut apparaître d'autant plus élevé que la population de la noctuelle des roseaux est elle-même grande et que la densité des peuplements de roseaux en Camargue est forte. Il se constitue ainsi dans ces peuplements des populations nombreuses de parasites qui se dispersent à la génération suivante dans les agrosystèmes du delta.

GUENNELON et AUDEMARD (*op. cit.*) estiment pour leur part que le taux de parasitisme de la Pyrale du Maïs par *L. thompsoni* varie entre 15 et 25 p. 100 chaque année dans cette région.

Le cycle annuel (fig. 1) de *L. thompsoni* dans le delta du Rhône ferait donc intervenir deux hôtes successifs. Il est vraisemblable que les exigences écologiques manifestées par le Tachinaire d'une part et la Pyrale du Maïs d'autre part, requièrent la présence d'un hôte intermédiaire pour l'ensemble de la zone européenne de distribution. Les observations qui permettraient de le vérifier font défaut mais quelques remarques s'imposent à propos de la dispersion des trois éléments biocénotiques en cause. Il paraît évident tout d'abord que la distribution de l'entomophage limitée à l'Europe méridionale (Espagne, France, Italie, Hongrie, Sud de l'U.R.S.S.) est

plus réduite que celle de ses deux hôtes puisque l'un et l'autre se retrouvent depuis l'Espagne jusqu'au Sud de la Scandinavie et l'U.R.S.S. Si maintenant on examine les caractères de la dispersion de la Pyrale et de la Noctuelle à l'intérieur de l'aire, on constate que la polyphagie des larves d'*O. nubilalis* confère à l'espèce une relative indépendance à l'égard de chacune de ses plantes-hôtes et notamment du maïs dont elle déborde franchement les limites de culture ; le second hôte, par contre, *A. geminipuncta* est lié assez étroitement aux peuplements de *Phragmites* spp. Bien que ces derniers soient dispersés à travers l'Europe entière, les fortes exigences en eau du végétal le confinent aux biotopes dulçaquicoles. La distribution de la Noctuelle est par conséquent très discontinue alors que celle de la Pyrale du Maïs pourrait être plus régulière.

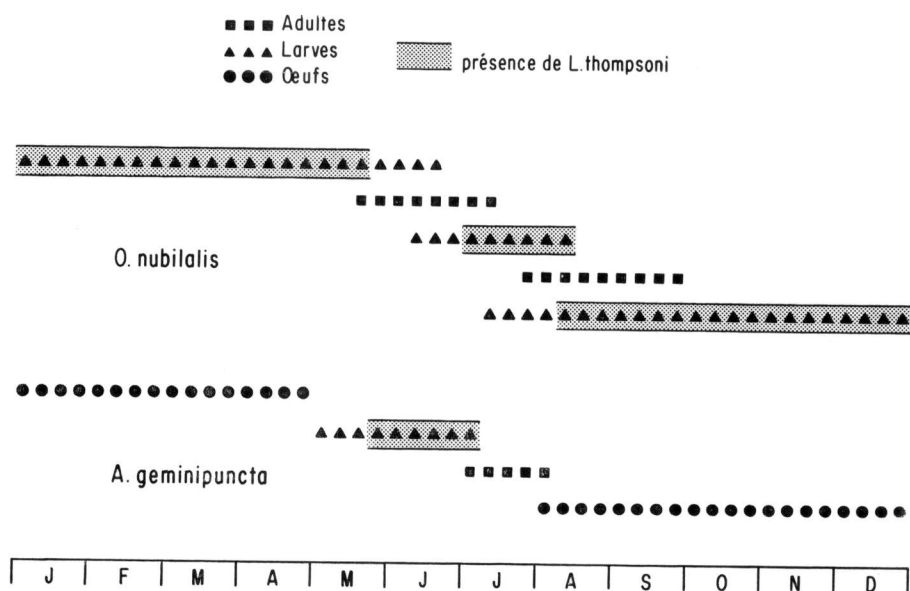


FIG. 1. — Cycle annuel de *Lydella thompsoni* aux dépens d'*O. nubilalis* et *A. geminipuncta* dans le delta du Rhône

Le rôle des hôtes secondaires cités par MESNIL (*op. cit.*) n'a pas été examiné du fait des réserves qui peuvent être formulées à leur égard. On peut cependant remarquer que deux d'entre eux, *Hydrocampa verticalis* et *Tapinostola elymi* recherchent les biotopes humides de sorte qu'un rôle éventuel d'hôte intermédiaire ne serait apparemment pas complémentaire de celui d'*A. geminipuncta* mais se placerait plutôt sur un plan concurrentiel. Par contre *Cacoecia rosana* colonise des milieux très variés tels que vergers, haies, bosquets d'Orme ou de Frêne et jusqu'à des peuplements de légumineuses et de labiées. Le développement est univoltin, les larves se développant en avril et mai dans le Sud de la France. Les conditions seraient donc favorables pour que l'espèce prenne dans les biotopes plus secs une importance analogue à celle d'*A. geminipuncta* dans le cycle de *L. thompsoni*. Quoiqu'il en soit une série d'enquêtes menées par GUENNELON (communication orale) entre 1953 et 1961 dans diverses associations végétales et notamment à l'intérieur des haies délimitant les cultures

n'a jamais permis d'obtenir un seul individu de *L. thompsoni*. Il semble donc qu'à l'époque des observations, *C. rosana* ne pouvait être qu'un hôte secondaire extrêmement douteux dans la basse vallée du Rhône. L'opinion de HERTING se trouve donc ainsi confirmée.

Nous avons pu, pour notre part, élever à plusieurs reprises des individus de *L. thompsoni* à partir de larves de *Sesamia nonagrioides* récoltées en Camargue dans des cultures de maïs ou de cannes de Provence (*Arundo donax* L.). Le niveau du parasitisme exercé sur cet hôte d'acquisition apparemment récente est encore modeste ; le fait revêt néanmoins un intérêt particulier en raison de la distribution du phytophage à l'intérieur de biotopes variés : rizières, phragmitaies, parcelles de maïs, sorgho, cannes de Provence, qui sont parmi les plus caractéristiques du delta rhodanien. Le parasite trouverait donc des opportunités supplémentaires pour y étendre sa dispersion.

En conclusion, l'intervention de la Noctuelle des roseaux, *Archanara geminipuncta* HAW. dans l'agro-écosystème à graminées contribue à assurer pour une part essentielle, l'un des équilibres fauniques du système. Cet équilibre qui inclut dans ses éléments la Pyrale *Ostrinia nubilalis* apparaît par ailleurs des plus significatifs pour la culture du Maïs.

Reçu pour publication en avril 1976.

SUMMARY

PRESENCE IN THE AGRAR-ECOSYSTEM OF THE RHONE DELTA OF AN ALTERNATE HOST FOR *LYDELLA THOMPSONI* HERTING, DIPT. TACHINIDAE, A PARASITE OF THE EUROPEAN CORN BORER

In the Rhone delta, the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.) is parasitized by the Tachinid *Lydella thompsoni* HERT. The life cycle of the parasite is, however, not well synchronized with that of the host. The Noctuid *Archanara geminipuncta* HAW. is acting as an alternate host. Its larvae are common in reeds (Phragmites) during May and June and were found to be heavily parasitized by *L. thompsoni*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGLADE P., 1972. Les *Sesamia* in BALACHOWSKY A. S. Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture. Masson et Cie, Paris.
- BAKER W. A., BRADLEY W. G., CLARK C. A., 1949. Biological control of the European corn borer in the United States. *USDA Techn. Bull.*, **983**, 185 p.
- COLE A. C., 1929. *Archanara subearnea* KELL (Lepidoptera ; Noctuidae) a host of *Masicera senilis* ROND. (Dipt. Tachinidae). *Ent. News*, **7**, 255.
- DUDICH E., 1928. Insect parasites of the corn borer (*Pyrausta nubilalis* HB.) in Hungary. *Int. corn Borer Invest. Sci. Rept.*, **1**, 184-190.
- GUENNELON G., 1972. La Pyrale du Maïs in BALACHOWSKY A. S. Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture. Masson et Cie, Paris.
- GUENNELON G., AUDEMARD H., 1960. La Pyrale du Maïs *Ostrinia* (*Pyrausta*) *nubilalis* HBN. (Lépidoptère ; Pyralidae) dans la basse vallée du Rhône : observations écologiques ; incidences économiques. *Ann. Épiphyties*, **11** (3), 337-395.

- HERTING B., 1959. Revision einiger europäischer Raupenfliegen (Dipt. : Tachinidae). *Ann. Nat. Mus. Wien*, **63**, 425-428.
- HERTING B., 1960. Biologie der West Paläarktischen Raupenfliegen, Dipt., Tachinidae. Monogr. Angew. Entomol., 188 p. P. Parey, Hamburg et Berlin.
- HSIAO TING H., HOLDAWAY F. G., 1966. Seasonal history and host synchronization of *Lydella grisea* (Diptera : Tachinidae) in Minnesota. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **59** (1), 125-133.
- MESNIL L., 1955. In Lindner. Die Fliegen der palaearktischen region 64 g (Larvaevorinae), **5**, 417-64.
- PAILLOT A., 1928. On the natural equilibrium of *Pyrausta nubilalis* HBN. *Int. Corn Borer Invest. Sci. Rep.*, **1**, 92-93.
- SCHAFFNER J.-C., 1953. A survey of insect parasites of *Lepidopterous larvae* found associated with corn fields. *Master's thesis, Iowa State College*, 67 p.
- THOMPSON W. R., PARKER H. L., 1928. The European corn borer and its controlling factors in Europe. *Techn. Bull. U. S. Dept. Agric.*, **59**, 62 p.
-

ESSAIS EN VIGNOBLE DE PHÉROMONES DE SYNTHÈSE POUR LA CAPTURE DES MALES DE L'EUDÉMIS (*LOBESIA BOTRANA* SCHIFF) ⁽¹⁾

R. ROEHRICH, J.-P. CARLES, Yveline DARRIOUMERLE,
P. PARGADE et B. LALANNE CASSOU

Station de Zoologie, Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye

Station de Lutte biologique,
Centre de Recherches de Versailles, I. N. R. A.,
Domaine de la Minière, Guyancourt,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Des essais ont été effectués en vignoble pour la capture des mâles de l'Eudémis avec les isomères E7-Z9 de l'acétoxy-1 dodécadiène-7,9 à diverses doses comprises entre 1 et 1000 µg purs ou en mélange entre eux et avec d'autres composés à 12 carbones et les monoéthyléniques correspondants. Ils ont permis de confirmer l'efficacité de l'acétoxy-1 dodécadiène-7 E, 9Z.

Les possibilités d'utiliser le piégeage sexuel comme méthode d'évaluation de l'activité des populations de l'Eudémis de la Vigne ont été pour la première fois démontrées par Götz (1941). Ces travaux ont été repris par CHABOUSSOU et CARLES (1962). Cependant, l'utilisation de ce procédé faisait appel à des élevages continus pour obtenir les femelles nécessaires (MAISON et PARGADE, 1967, GUENNELON et d'ARCIER, 1972), les rendant ainsi difficilement généralisables. Il fut cependant utilisé par les Stations d'Alertes agricoles (TOUZEAU, 1969). La recherche des phéromones synthétiques a été entreprise par ROELOFS *et al.* (1973) d'une part et par DESCOINS *et al.* (1974) d'autre part. Le but de ce travail est d'expérimenter en vignoble divers produits de synthèse obtenus par DESCOINS et déjà testés en olfactomètre et de comparer leur action dans les conditions naturelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — Composés chimiques expérimentés

Nous avons utilisé les isomères E7-Z9 et E7-E9 de l'acétoxy-1 dodecadiène-7,9 à diverses doses comprises entre 1 et 1 000 µg, purs ou en mélange entre eux, avec d'autres composés à 12

⁽¹⁾ *Lepidoptera Tortricidae.*

carbones, ainsi que les monoéthyléniques correspondants. Toutes ces substances ont été synthétisées au laboratoire de M. DESCOINS à l'École Normale Supérieure à l'exception de quelques essais comparatifs avec des substances analogues produites par la Firme Zoëcon ⁽¹⁾.

Nous désignerons dans la suite les deux isomères de l'acétoxy-1 dodecadiène-7,9 par les symboles EE et EZ.

II. — Diffuseurs

Dans la grande majorité des essais, nous avons utilisé comme support des bouchons de caoutchouc, type bouchon de tube à allergie de deux fabrications distinctes ⁽²⁾ injectés ou imprégnés avec la dose voulue de phéromone. Les comparaisons en vignoble n'ont montré aucune différence en relation avec l'origine du bouchon ou avec le mode de chargement. Quelques tests ont été effectués en utilisant des bourres de cartouche en feutre ⁽³⁾ avec des résultats contradictoires. Une comparaison effectuée en 1974 avait montré une différence significative en faveur de la bourre alors qu'en 1975, une expérimentation effectuée sur sept formulations imprégnées chacune dans l'un et l'autre support a toujours classé le caoutchouc en tête.

III. — Pièges

En 1974, nous avons utilisé le phérottrap de la Société Zoëcon. En 1975, dans le but d'effectuer la permutation prévue par le dispositif expérimental décrit plus bas, nous avons utilisé un piège formé de deux assiettes en matière plastique, espacées de 7 centimètres, l'assiette inférieure, engluée étant amovible (fig. 1).

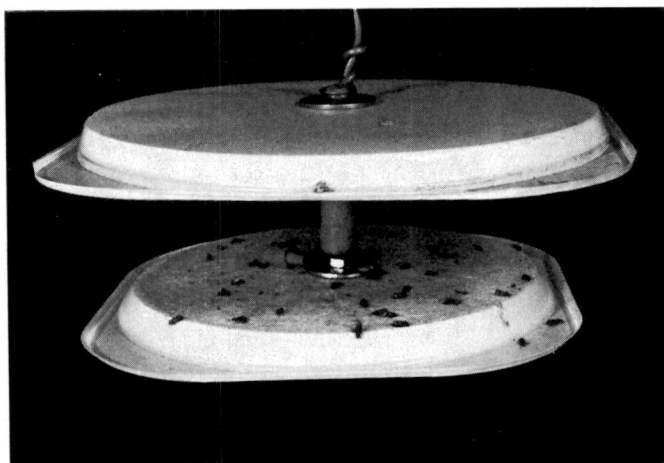


FIG. 1. — Piège « assiettes » employé lors des essais de 1975

IV. — Dispositif expérimental

Le vignoble utilisé était la collection de cépages de la Station de Viticulture. Il n'est pas vendangé, ce qui permet le libre développement de la population d'Eudémis. Cependant, les deux années ont été très différentes. La population a été très abondante en 1974 jusqu'à l'hibernation comprise, mais très faible en 1975 (fig. 2). L'hétérogénéité des cépages n'est pas propice à des dénombrements de larves mais la figure 2 montre cette différence d'après le rendement moyen des pièges sexuels les plus efficaces (femelles vierges et phéromone EZ).

— Les pièges étaient accrochés au fil de fer supérieur de la vigne à 120 cm du sol et distants d'environ 20 mètres les uns des autres.

— Pour éviter l'hétérogénéité des localisations, les diverses formulations étaient déplacées quotidiennement selon un dispositif qui a évolué. Au début des essais de 1974, nous effectuions une permutation circulaire des pièges, mais ils restaient ainsi trop longtemps dans la même zone.

⁽¹⁾ Zoëcon Corporation, Palo Alto, California, U.S.A., distribué en France par CEVA, Besançon.

⁽²⁾ LEUNE (Paris) et RUBBER STOPPER, Sleeve type, Arthur H. Thomas, Philadelphia U.S.A.

⁽³⁾ Manufrance Saint-Étienne (France).

Ensuite, nous avons permuté de quatre positions à la fois pour aboutir en 1975 au dispositif suivant : considérant que le niveau des captures était resté l'année précédente pour chaque génération, à un niveau élevé pendant deux semaines, nous avons établi 14 plans de telle façon que jamais aucune formulation n'occupe la même place dans deux d'entre eux. Chaque jour, un de ces plans tiré au sort, était employé et au bout du 14^e jour on recommençait dans le même ordre. Il s'ensuivait que chaque formulation a occupé par période de 14 jours, prise à partir de n'importe quelle origine, chacune des 14 positions.

V. — Témoins

Nous avons essayé d'utiliser comme témoins des groupes de cinq femelles encagées, renouvelées deux fois par semaine. Les résultats ont été très irréguliers avec des variations très importantes d'un jour à l'autre, surtout en été par suite des mauvaises conditions de survie. Il n'était donc pas possible de les utiliser comme témoins.

Nous avons donc été obligés de prendre comme témoin, à partir de 1975, la formulation la plus employée, l'isomère EZ à 100 μ g.

VI. — Interprétation statistique

Les données n'étant pas réparties normalement, nous avons utilisé pour leur étude des tests non paramétriques. Le test de KENDALL a servi à tester l'homogénéité des rotations entre les 14 plans (2 ou 3 par génération en 1975) et dans certains cas des résultats des générations entières pour éventuellement pouvoir les additionner. Le test de FRIEDMANN a permis de rechercher les différences entre les formulations d'après la somme des rangs en les comparant soit deux à deux, soit avec le témoin, l'isomère EZ à la dose de 100 μ g. Le test de WILCOXON a été utilisé lorsqu'il ne s'agissait que de comparer deux traitements ensemble.

Dans tous les cas, nous avons travaillé au seuil de 5 p. 100.

Les tests de KENDALL comparant soit les trois rotations de 14 jours à l'intérieur de la période de vol d'une génération, soit les différentes générations de la même année, ont toujours montré l'homogénéité des classements : il est donc possible d'en conclure que les formulations agissent de la même façon malgré la variation des conditions extérieures et de l'âge des papillons (début et fin du sol).

Lorsque les tests ont été effectués sur les formulations conservées pendant plusieurs périodes alors que d'autres étaient remplacées, ils ont encore indiqué une bonne homogénéité : l'action des formulations n'a donc pas été perturbée par la présence dans le dispositif expérimental, d'un environnement différent de substances actives ou non.

Enfin, sur une série, nous avons effectué des tests de FRIEDMAN pour rechercher les éléments du dispositif expérimental qui présentaient des différences significatives. Nous en avons trouvé entre les positions, même situées à proximité l'une de l'autre, mais aucune n'a pu être démontrée entre les plans de piégeage. Cela d'une part : montre l'importance de la rotation, certaines positions étant privilégiées et d'autre part : confirme l'indépendance du résultat d'un piège relativement à la plus ou moins grande efficacité des formulations qui sont ses voisins dans les différents plans de piégeage.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. — Comparaison des doses et la pureté stéréochimique de l'isomère EZ

Les résultats sont présentés dans le tableau 1.

En 1974, il a été observé une différence significative entre la phéromone pratiquement chimiquement pure employée à 12,5 μ g et les doses supérieures de même origine et de fabrication Zoëcon.

Au contraire en 1975, dans l'ensemble des expérimentations où figuraient à la fois les doses de 100 μ g et 10 μ g (produits non stéréochimiquement purs à 100 p. 100), la dose de 100 μ g s'est montrée supérieure mais les doses 10 μ g et 1 μ g ne se sont pas

révélées différentes. Les comparaisons effectuées en 1975 avec des préparations très purifiées ont indiqué une nette supériorité de celles-ci, du moins pour celles dont la fabrication était récente. Les produits de 1974 avaient été conservés en réfrigérateur.

TABLEAU I

Comparaison des doses de l'isomère EZ

Date et test	Désignation	Dose (µg)	Nombre de mâles capturés	Somme des rangs moyens FRIEDMAN ou T WILCOXON	Différence significative au seuil 5 %
1974 FRIEDMAN	(1) pur	12,5	401	52,5	0] ←]
	(2) Zoëcon	1 000	178	41,5	
	(3) Zoëcon	100	144	34,5	
	(4) pur	125	99	30,0	
1975 WILCOXON	(5) technique	100	216	T = 18	0] ←]
	(6) —	10	91		
1975 WILCOXON	(7) technique	10	74	T = 29	NS
	(8) —	1	91		
1975 FRIEDMAN	(9) pur	100	193	89,0	←] ←] 0]
	(10) pur	10	140	75,5	
	(11) pur 1974	125	74	54,5	
	(12) technique	100	62	50,0	
	(13) —	1	61	49,5	
	(14) —	10	42	42,0	
	(15) pur 1974	12,5	31	31,0	

En conclusion, il n'y a pas eu de différences constantes entre les doses comprises entre 1 et 1 000 µg. Toutes sont efficaces, mais leur classement a varié selon les circonstances.

II. — Comparaison des isomères et de leur mélange

Le tableau 2 nous montre qu'aux doses voisines de 100 µg en 1974, il n'a pas été mis en évidence de différences significatives entre les isomères EZ et EE et que leur classement est même extrêmement voisin lorsqu'il s'agit de préparation non purifiées (3 et 4).

En 1975 au contraire, EE a été dans tous les cas inférieur à EZ et a capturé quatre fois moins au total.

La différence de réaction à EE et EZ selon les années suggère qu'il y a dans la population des papillons attirés seulement par EZ et d'autres attirés surtout par EE et qu'à l'occasion de l'importante diminution des effectifs (fig. 2) la composition génétique a été modifiée.

Les résultats différents entre les deux années concernant les mélanges sont en relation directe avec le comportement différent de EE et EZ au cours de ces années.

TABLEAU 2

Comparaison des isomères et leur mélange

Année	Désignation	Dose d'emploi (µg)	Dose de EZ (µg)	Mâles capturés	Somme des classes de rang	Différences significatives à 5 %
1974 Test de FRIEDMAN	(1) EZ pur	12,5	12,5	695	104,5	0
	(2) EZ pur + acétate dodécanyl	12,5	12,5	712	97,5	0
	(3) EZ 10 % EE 90 %	100	10	362	70,5	
	(4) EZ 90 % EE 10 %	110	99	351	68,0	
	(5) EZ pur	125	125	348	66,5	
	(6) EZ 75 % EE 25 %	110	82	353	62,5	
	(7) EZ 25 % EE 75 %	110	27	314	60,5	
	(8) EZ 50 % EE 50 %	110	55	293	53,0	←
	(9) EE pur	112	0	179	46,0	← ←
1975 Test de FRIEDMAN	(10) EZ technique	1	0,9 ⁽¹⁾	91	71,0	0
	(11) EZ technique	10	9 ⁽¹⁾	74	63,0	0
	(12) EZ 75 % EE 25 %	10	7,5	44	48,5	← ← 0
	(13) EZ 50 % EE 50 %	10	5,0	47	43,5	← ← ←
	(14) EZ 25 % EE 75 %	10	2,5	31	40,5	← ← ←
	(15) EE technique	10	0,1 ⁽¹⁾	15	27,5	← ← ←
1975 Test de WILCOXON	(16) EZ technique	100		216		←
	(17) EE technique	100		53		←

⁽¹⁾ Environ.

En 1974, lorsqu'ils étaient presque équivalents, les mélanges ont eu la même action que chacun des deux composants, alors qu'en 1975, ils se situent après l'isomère EZ et avant l'isomère EE, le mélange le plus riche en EZ est plus efficace que les autres.

Mais les résultats de la dose de 1 µg de EZ (10) sont bien meilleurs que ceux des mélanges renfermant des doses supérieures (12, 13 et 14). Il faudrait supposer que l'isomère EE a une action inhibitrice sur les insectes attirés par EZ.

III. — Action de substances voisines

Les composés voisins en C₁₂ sans double liaison : l'acétate de dodécanyl et le dodécanol, ajoutés soit à EE, soit à EZ (tabl. 2, 1 et 2) n'ont pas modifié les résultats de la phéromone employée seule.

Les acétates monoéthyléniques dont les insaturations occupent des positions identiques à celles de l'une des doubles liaisons de EZ : l'acétoxy 1 dodecène-E, 7, l'acétoxy-1 dodecène-Z, 9 ont une légère action attractive en olfactométrie (DESCOINS *et al.*, 1974). Mais employés en vignoble, soit seuls aux doses de 100 et 1 000 µg, soit en mélange 500 µg + 500 µg, ils n'ont capturé qu'exceptionnellement des Eudémis (2 mâles avec Z9 et 1 mâle avec le mélange). Mis dans un piège avec une capsule de

TABLEAU 3

Influence du temps d'exposition en plein champ sur l'efficacité des phéromones

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Année et test	Désignation	Dose	Date de mise en place	Période de l'essai	Age de l'appât en début de période	Mâles capturés	Sommes des classes de rang	Différences significatives à 5 %
1974 Test FRIEDMAN	(1) EZ pur	12,5	13 août	13-30 août	0	401	120	← →
	(2) EZ pur	12,5	9 juillet	—	36	370	108,5	
	(3) EZ zoëcon	1 000	27 juin	—	47	181	97	
	(4) EZ pur	125	9 juillet	—	36	167	92	
	(5) EZ zoëcon	100	27 juin	—	47	300	88	
	(6) EZ zoëcon	1 000	13 août	—	0	178	84,5	
	(7) EZ zoëcon	100	13 août	—	0	144	80	
	(8) EZ zoëcon	1 000	18 juillet	—	26	145	74	
	(9) EZ zoëcon	100	18 juillet	—	26	192	71	
	(10) EZ pur	125	13 août	—	0	99	65	
1975 Test WILCOXON	(11) EE technique	100	11 mai	—	94	328	T = 40	NS
	(12) EE technique	100	13 août	—	0	243		
1975 Test FRIEDMAN	(13) EZ technique	10	13 août	13 août- 9 septembre	0	42	34,5	← →
	(14) EZ technique	10	24 juin	—	50	40	27	
	(15) EZ technique	10	13 avril	—	122	20	22,5	

R. ROHRICH ET COLL.

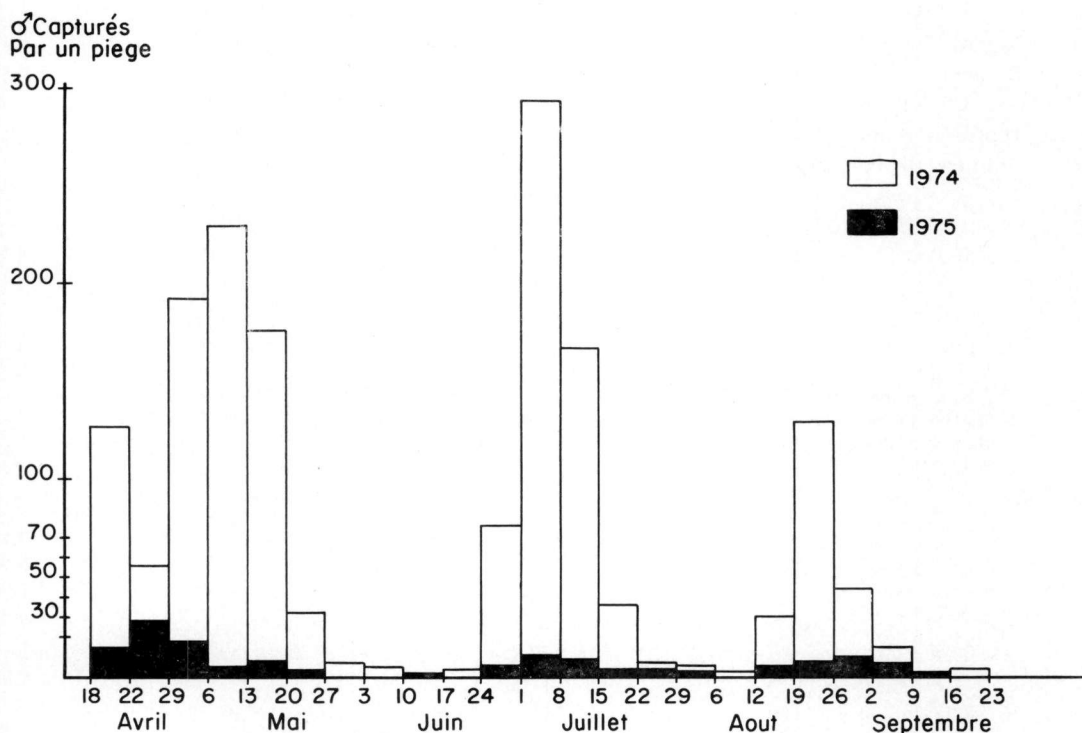


FIG. 2. — Comparaison des captures avec les pièges appâtés avec l'isomère E, Z ou avec des femelles au cours des années 1974 et 1975

EZ, ils n'ont pas diminué l'attractivité de celle-ci : ils ne sont donc ni attractifs, ni répulsifs.

IV. — Influence du vieillissement des appâts

Des pièges appâtés ont été gardés pendant des périodes plus ou moins longues en expérimentation en vignoble et comparés avec d'autres pièges installés ensuite. On trouvera au tableau 3 la comparaison de leur activité.

Il n'y a donc eu de différence significative entre un produit soumis au vieillissement et un produit nouvellement mis en expérimentation que pour l'appât à 10 µg âgé de 122 jours (15). Il n'y a donc aucun inconvénient à garder le même appât pendant au moins la durée d'une génération (1 mois et demi).

CONCLUSION

L'ensemble des essais confirme l'efficacité de l'acétoxy-1 dodécadiène-7 E, 9 Z, avec une grande latitude pour la dose incluse dans les diffuseurs en caoutchouc et pour la durée d'exposition en vignoble.

L'attractivité relative de l'autre isomère (— 7 E, 9 E) a varié entre les deux années, suggérant une hétérogénéité génétique au niveau de la réponse aux phéromones.

Ce fait, joint à l'importance de la purification dans l'intensité de la réponse, représente une difficulté qu'il ne faudra pas négliger lorsqu'on tentera d'utiliser les données du piégeage d'une façon quantitative.

Reçu pour publication en mai 1976.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la D.G.R.S.T. dont l'aide financière a permis à MM. DESCOINS et SAMAIN de mettre au point et de nous fournir les phéromones de synthèse expérimentées dans cet essai. Nous remercions également MM. BOUSSION, BRIAN et LEFORT pour leur assistance au niveau de l'interprétation statistique.

SUMMARY

EXPERIMENTS IN VINEYARD OF SYNTHETIC PHEROMONES FOR TRAPPING MALES OF THE GRAPE VINE MOTH *LOBESIA BOTRANA* SCHIFF.

Efficiency in vineyard of 7 E, 9 Z dodecadienyl acetate was experimented at different doses and in comparison with the 7 E, 9 E isomer and the corresponding monoethylenic acetates. Efficiency of the 7 E, 9 Z isomer was almost constant between 1 µg and 1 000 µg, and during three months. The most significative results were obtained for the dose 100 µg. Isomer 7 E, 9 E was not very different of 7 E, 9 Z isomer during 1974, but was very less attractive during 1975, suggesting a genetic heterogeneity of the wild population to the pheromon attraction. No *Lobesia botrana* was caught with the monoethylenic acetates.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUSER H. R., RAUSCHER S., ARN H., 1974. Sex pheromone of *Lobesia botrana* (E, Z)-7, 9-dodecadienylacétate in the female grape vine moth. *Z. Naturforsch.*, **29**, 781-783.
- CHABOUSSOU F., CARLES J.-P., 1962. Observations sur le piégeage sexuel des mâles de l'Eudémis *Lobesia botrana* SCHIFF. *Rev. Zool. agric. et appl.*, **7-9**, 81-89.
- DESCOINS C., LALANNE CASSOU B., SAMAIN D., 1974. Sur des attractifs sexuels synthétiques pour l'Eudémis de la vigne *Lobesia botrana* (SCHIFF) (Lepidoptère Tortricidae). *C. R. Acad. Sci. (D)* 279, 907-910.
- GÖTZ B., 1951. Die Sexualduftstoffe und Lepidopteren. *Experientia*, 406-418, Bâle.
- GUENNELON G., D'ARCIER F., 1972. Piégeage sexuel de l'Eudémis de la Vigne *Lobesia botrana* SCHIFF. dans la région d'Avignon. *Rev. Zool. agric. appl.*, **2**, 61-77.
- MAISON P., PARGADE P., 1967. Le piégeage sexuel de l'Eudémis au Service de l'Avertissement agricole. *Phytoma*, **190**, 9-13.
- ROELOFS W., KOCHANSKY S., CARDE R., ARN H., RAUSCHER S., 1973. Sex attractant of the grape vine moth *Lobesia botrana*. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **46**, 71-73.
- TASCHENBERG E. F., CARDE R. T., HILL A., TETTE J.-P., ROELOFS W. L., 1974. Sex pheromone trapping of the grape berry moth. *Environm. Entomol.*, **3**, 192-194.
- TOUZEAU J., 1969. Piégeage sexuel et piégeage alimentaire de l'Eudémis de la Vigne. *Phytoma*, **212**, 9-20.

DÉGRADATION OXYDATIVE DE L'ACIDE ASCORBIQUE DANS LES MILIEUX D'ALIMENTATION ARTIFICIELLE DE LÉPIDOPTÈRES PHYTOPHAGES

M. BOUNIAS* et G. BONNOT**

avec la collaboration technique de M^{me} Fernande PARIS*

* *Laboratoire de Biochimie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet*

** *Laboratoire de Biologie, I. N. S. A.,
Bât. 406, 20 Avenue A. Einstein,
69621 Villeurbanne*

RÉSUMÉ

Les pertes d'acide ascorbique par oxydation spontanée ont été analysées dans les milieux destinés à l'alimentation artificielle de Lépidoptères phytophages.

Par stérilisation à l'autoclave, les milieux perdent, en moyenne, 0,5 p. 100 d'acide ascorbique par mn à 120°C sous une pression de 1 bar.

Dans des conditions de conservation proches de celles d'élevage, la vitesse d'oxydation croît avec la température selon une cinétique d'ordre 1 et l'énergie d'activation thermique est voisine de 7 800 Cal/d°/mole. La présence de larves dans le milieu accélère la dégradation de l'acide ascorbique et le mécanisme de réaction se rapproche alors d'une cinétique d'ordre 2.

INTRODUCTION

Les méthodes d'élevage sur milieux artificiels permettent d'obtenir au laboratoire une production permanente d'insectes utilisés, en particulier, au cours de recherches sur les méthodes de lutte, qu'il s'agisse des relations hôtes-parasites de piégeage sexuel, de lutte autocide, etc.

L'alimentation artificielle des Lépidoptère phytophages a fait l'objet de nombreux travaux (GUENNELON, 1968) et récemment, un milieu artificiel a été adapté à l'élevage du Pyralidae *Chilo suppressalis* (GUENNELON et SORIA, 1974).

Parmi les composants du milieu, il semble que la « vitamine C » constitue un

facteur indispensable à la croissance des larves, ce qui confirme les travaux de CHIPPENDALE et BECK (1964), sur *Ostrinia nubilalis*, autre Pyralidae, et ceux, plus anciens, de DADD (1957) sur *Schistocerca*.

Il est apparu, cependant, que la dégradation de l'acide ascorbique est très rapide au contact de l'air (ITO et ARAI (1965), CHIPPENDALE et BECK (1964)). DADD *et al.*, 1957, avaient d'ailleurs amorcé une étude de la perte de vitamine C dans un liquide nutritif destiné à l'élevage des pucerons.

Le rôle de l'acide ascorbique chez les insectes est encore mal connu et son étude fait l'objet de résultats contradictoires : ainsi, GUPTA *et al* (1972) ont conclu que les insectes ne peuvent synthétiser cette vitamine, alors que VANDERZANT et RICHARDSON (1963) pensent avoir démontré le contraire chez *Pectinophora gossypiella*.

Avant d'aborder l'étude de son rôle chez quelques insectes phytophages, nous avons analysé en premier lieu les paramètres d'oxydation de l'acide ascorbique dans des milieux artificiels destinés à l'élevage de *Chilo suppressalis* ainsi que de *Laspereysia pomonella*.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A. — Élevages

La composition pondérale des milieux d'élevage est la suivante : Eau 75,66 p. 100 ; Agar-agar : 2,02 p. 100 ; Semoule de Maïs : 14,12 p. 100 ; Germe de Blé : 3,53 p. 100 ; Levure de Bière : 3,78 p. 100 ; Acide ascorbique : 0,50 p. 100 ; Acide benzoïque : 0,18 p. 100 ; Nipagine : 0,18 p. 100 ; Auréomycine : 0,025 p. 100.

(La concentration de 0,5 p. 100 en acide ascorbique est considérée comme optimale par LEVINSON et NAVON (1969) pour la croissance de *Prodenia litura*).

Le milieu nutritif est préparé à chaud (50°C) et coulé dans des boîtes cylindriques de $\varnothing$ 8 cm dans lesquelles il se gélifie. Il est habituellement conservé ensuite à 11°C avant l'emploi et les élevages sont conduits à 25°C sous une photopériode de 16 heures (GUENNELON et SORIA, 1973).

B. — Extraction de l'acide ascorbique

Cent mg de milieu, fraîchement prélevés, sont pulvérisés dans un broyeur de Pöter en présence du solvant suivant : Acide métaphosphorique : 2 g ; Acide trichloracétique : 4 ml ; Eau distillée : QSP 100 ml.

Deux extractions successives sont opérées avec 2 ml de solvant chaque fois. Les extraits sont réunis et ajustés à 10 ml avec de l'eau distillée ou du mélange acide (1 ml d'extrait correspond à 10 mg de milieu). Dans les cas de milieux très appauvris les prises d'essais sont portées à 200 ou 400 mg, toutes choses égales par ailleurs.

C. — Dosages

Le Dichloro 2-6 phénol-indo-phénol (DCPIP) est très rapidement réduit en un dérivé incolore par l'acide ascorbique qui s'oxyde en acide déhydro-ascorbique :

A pH 4, la décoloration est instantanée sous l'action de la vitamine C, tandis qu'en présence d'autres agents réducteurs tels que le glutathion ou la cystéine, éventuellement présents dans les milieux (ROE, 1961), elle ne se produit qu'après quelques minutes.

L'étalonnage est réalisé au moyen de solutions d'acide ascorbique pur (20 μ g par ml de mélange acide) et de DCPIP à la concentration de 5 p. 100 dans l'eau distillée. Dans ces conditions, 2 ml de DCPIP sont décolorés en moins de 20 sec. par 2,57 ml soit 51,4 μ g d'acide ascorbique. Les résultats des dosages sont exprimés en mg de «vitamine C» réduite par g de milieu (poids frais).

Au moins 5 répétitions sont opérées pour chaque dosage. L'intervalle de confiance sur les

moyennes est déterminé au seuil 5 p. 100 par la relation : $i = \pm t \frac{s}{\sqrt{N}}$. L'ordre de grandeur de la précision obtenue est indiqué sur deux exemples concrets, soit 2 échantillons prélevés dans des milieux aussitôt après leur préparation :

— 1^{er} échantillon — 5 mesures : 5,45 mg/g

5,60 —
5,60 —
5,50 —
5,45 —

moyenne : 5,52 mg/g
écart-type : 0,0758 mg/g
 $i = \pm 0,066$ mg/g
(soit $\pm 1,2$ p. 100)

— 2^e échantillon — 10 mesures : 5,40 mg/g

5,60 —
5,70 —
5,70 —
5,35 —
5,55 —
5,55 —
5,45 —
5,40 —
5,40 —

moyenne : 5,51 mg/g
écart type : 0,129 mg/g
 $i = \pm 0,041$ mg/g
(soit $\pm 1,7$ p. 100)

RÉSULTATS

Une étude préalable de la répartition de la vitamine C dans les boîtes d'élevage est suivie de l'analyse de sa dégradation en fonction de la durée de stérilisation à l'autoclave et enfin, de la recherche des paramètres d'oxydation de l'acide ascorbique dans les milieux en fonction de la température.

I. — Répartition dans les boîtes d'élevage

Les prélèvements ont été effectués à partir d'une bande diamétrale et la disposition des échantillons est indiquée sur la figure 1.

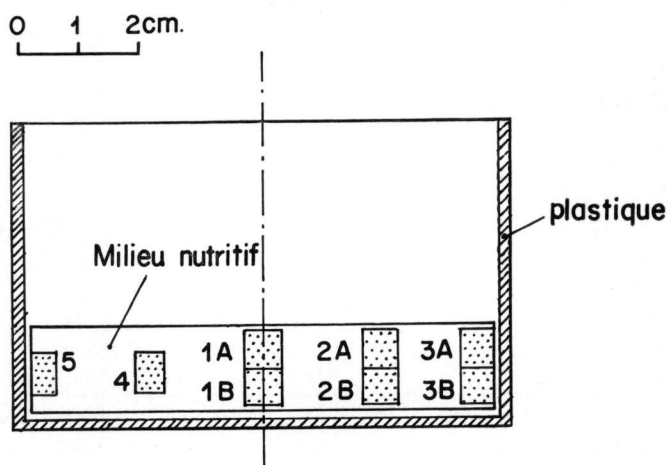


FIG. 1. — Disposition des échantillons prélevés pour l'étude de l'homogénéité de répartition de la vitamine C dans les boîtes de milieux nutritifs (vue en coupe)

Les résultats obtenus en ces différents points dans des boîtes de milieux conservées 3,5 jours à 11°C sont indiqués dans le tableau I.

TABLEAU I

Répartition de la vitamine C dans les boîtes de milieux nutritifs

Échantillons	Teneurs en ac. ascorbique (mg/g)	Nombre de mesures
1 A	4,60 ± 0,10	7
1 B	4,80 ± 0,10	7
2 A	4,60 ± 0,1	6
2 B	4,70 ± 0,1	6
3 A	4,50 ± 0,1	6
3 B	4,30 ± 0,1	6
4	4,40 ± 0,1	5
5	4,30 ± 0,1	5

II. — Influence de la durée de stérilisation à l'autoclave

Les poudres végétales (semoule de maïs...) sont fréquemment polluées par de nombreux micro-organismes qu'il est assez difficile d'atteindre au moyen de solvants antiseptiques.

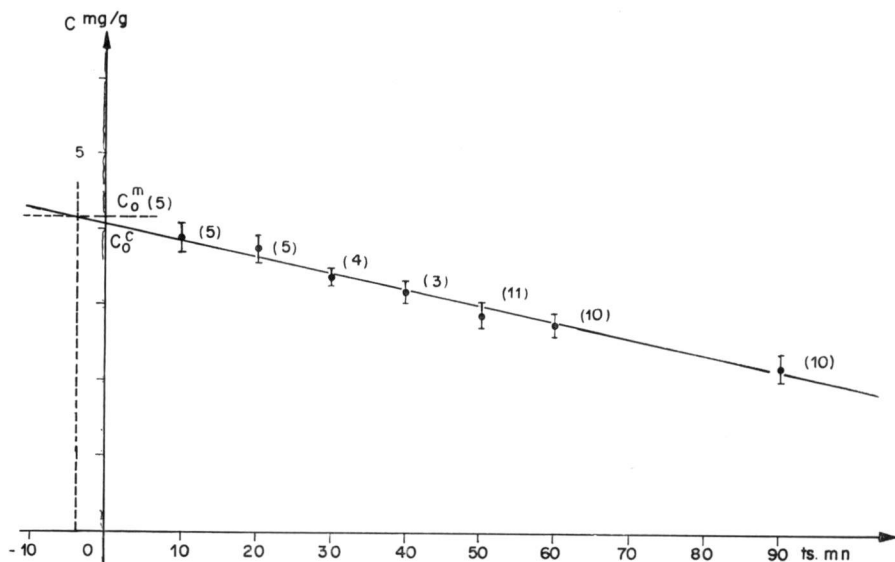


FIG. 2. — Cinétique de dégradation de l'acide ascorbique dans les milieux nutritifs par stérilisation à l'autoclave à 120°C sous 1 bar. ts désigne le temps de stérilisation. Le décalage de la valeur C₀^C calculée et C₀^m mesurée correspond à l'influence cumulée du préchauffage et du refroidissement. Le nombre de déterminations est indiqué sur la courbe à côté de chaque point.

La stérilisation à l'autoclave est efficace contre les bactéries et moisissures mais peu employée en raison des risques de dégradation rapide de certains facteurs nutritifs : c'est précisément ce que nous avons voulu analyser.

Les conditions de stérilisation sont les suivantes :

- a) montée en température : 15 mn de 80 à 120°C (préchauffage),
- b) stérilisation : temps t_s à 120°C, pression 1 bar,
- c) refroidissement : 10 mn de 120 à 100°C avec évacuation de la vapeur par purgeage,
- d) ouverture : extractions et dosages.

L'évolution de la concentration C en acide ascorbique en fonction du temps de stérilisation t_s à 120°C/1 bar est indiquée sur la figure 2.

La relation entre C et t_s est linéaire. Pour $N = 48$ couples de valeurs, le coefficient de corrélation est : $\rho = -0,962$ et l'équation de la droite de régression s'écrit :

$$C = -0,022 t + 4,099 \quad (1)$$

La valeur C_0 ainsi calculée diffère de C_0 mesuré (4,176 mg/g).

En effet, les périodes de préchauffage puis de refroidissement contribuent également à la dégradation de l'acide ascorbique.

La perte en acide ascorbique, sous l'effet d'une montée en température (de 0 à 120°C) aussitôt suivie d'un refroidissement opérés dans les mêmes conditions, a été déterminée expérimentalement : il subsiste après ce traitement : $C = 4,080$ mg/g ($N = 5$ mesures ; $s_x = 0,154$) soit une perte de 0,096 mg/g ce qui équivaut, d'après l'équation (1), à 4 mn 20 sec de stérilisation à 120°C.

La vitesse d'oxydation de l'acide ascorbique, dans les conditions expérimentales décrites, est égale à 0,022 mg/g par mn, soit 0,53 p. 100 par mn.

III. — Cinétiques d'oxydation en fonction de la température

Les boîtes de milieu ne contenant pas de larves d'insectes ont été placées pendant 1 nuit à 11°C afin que soient respectées les conditions habituelles d'utilisation puis 5 lots ont été disposés de la façon suivante :

- Lot 1 : 11°C — sans larves (conditions de conservation).
- Lot 2 : 14°C — sans larves (seuil de développement).
- Lot 3 : 21°C — sans larves (élevage possible).
- Lot 4 : 25°C — sans larves (conditions habituelles d'élevage).
- Lot 5 : 25°C — avec larves (élevage normal : 50 larves par boîte).

a) Poids sec du milieu.

Les milieux contiennent en moyenne 20 p. 100 d'eau après avoir été coulés dans les boîtes. Des prélèvements réguliers effectués pendant 1 mois ont montré que la teneur en eau n'a pas varié de façon significative au cours de l'expérience.

b) Cinétiques d'oxydation dans les milieux ne contenant pas de larves.

Le tableau 2 indique l'évolution des concentrations d'acide ascorbique en fonction du temps aux diverses températures.

TABLEAU 2

*Cinétiques de dégradation de l'acide ascorbique
dans les milieux conservés à diverses températures*

Cinétique à 11°C				Cinétique à 14°C			
Temps (jours)	Moyennes	(N)	Écart-types	Temps (jours)	Moyennes	(N)	Écart-types
0	5,520	(5)	0,0760	0	5,429	(7)	0,0951
6	4,100	(5)	0,0866	3	4,230	(5)	0,0758
8	3,266	(5)	0,0416	6	3,606	(5)	0,0767
12	2,530	(5)	0,0495	8	3,098	(5)	0,0981
15	2,135	(6)	0,0485	10	2,718	(5)	0,0942
16	2,024	(5)	0,0770	14	1,907	(16)	0,2207
19	1,490	(10)	0,1093	28	0,500	(4)	0,0436
21	1,213	(6)	0,0520				

Cinétique à 21°C				Cinétique à 25°C			
Temps (jours)	Moyennes	(N)	Écart-types	Temps (jours)	Moyennes	(N)	Écart-types
0	5,330	(6)	0,0753	0	5,600	(4)	0,1414
$\frac{1}{2}$	4,937	(8)	0,2066	$\frac{1}{2}$	4,770	(5)	0,1350
3	3,670	(9)	0,1490	3	3,404	(8)	0,6314
6	2,676	(5)	0,0518	6	2,312	(5)	0,0228
8	2,140	(10)	0,0972	7	1,820	(5)	0,0192
10	1,822	(6)	0,0571	9	1,642	(5)	0,0239
13	1,100	(10)	0,0424	10	1,307	(4)	0,0171
				14	0,465	(10)	0,1871

La représentation de (Log C) en fonction de t permet d'obtenir une droite dans chaque cas, ce qui induit à penser qu'il s'agit d'une réaction d'ordre 1 dont l'équation générale peut s'écrire :

$$\text{Log } C = -K t + \text{Log } C_0 \quad (3)$$

La figure 3 illustre les variations de (Log C) en fonction du temps aux 4 températures étudiées.

Les droites de régression, calculées pour chaque température, ont permis la détermination coefficient K (mg/g par jour), la comparaison de C_0 calculé à C_0 mesuré (tabl. 2) ainsi que le calcul de la vitesse d'oxydation : $V = -\frac{dc}{dt}$: en particulier, la vitesse maximale V_M est obtenue lorsque $t \rightarrow 0$ soit : $V_M = C_0 K$.

Les paramètres ainsi mesurés figurent dans le tableau 3.

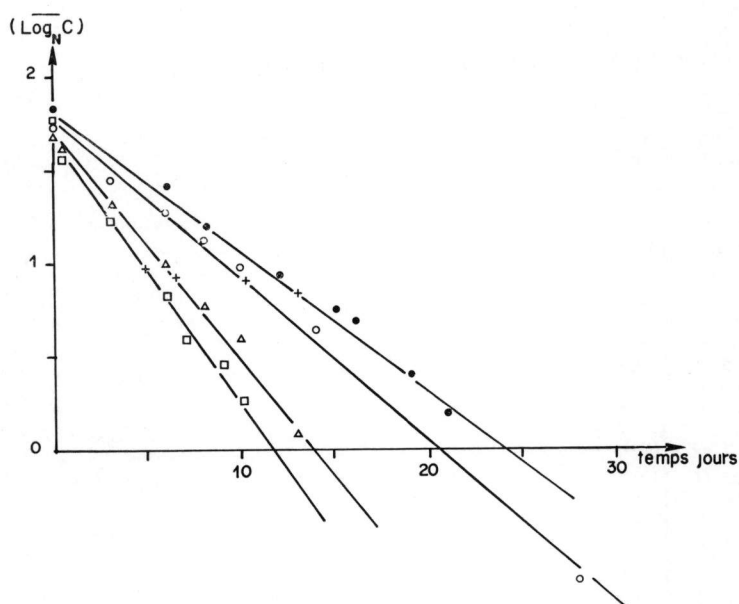


FIG. 3. — Cinétiques de dégradation de l'acide ascorbique à diverses températures :
expression en coordonnées semi-logarithmiques

■ : 11°C ; ○ : 14°C ; △ : 21°C ; ◇ : 25°C

TABEAU 3

Paramètres cinétiques de l'équation (3) calculés aux diverses températures

N désigne le nombre de couples de valeurs (C, t) et ρ
le coefficient de corrélation entre Log C et t

Température	11°C	14°C	21°C	25°C
N	47	47	50	36
ρ	— 0,990	— 0,988	— 0,990	— 0,980
K (mg/g/jour)	— 0,0719	— 0,0837	— 0,1193	— 0,1375
Co calculé (mg/g)	5,92	5,85	5,40	5,20
V_M (mg/g/jour)	— 0,426	— 0,4895	— 0,647	— 0,715

La période $T_{\frac{1}{2}}$ ou demi-vie de l'acide ascorbique peut se déduire de l'équation (3):
lorsque $C = \frac{C_0}{2}$: $Kt = \text{Log } 2$ soit $T_{\frac{1}{2}} = \frac{0,693}{K}$: le calcul a été effectué aux 4 températures étudiées :

à 11°C : $T_{\frac{1}{2}} = 9,76$ jours

à 14°C : $T_{\frac{1}{2}} = 8,06$ —

à 21°C : $T_{\frac{1}{2}} = 5,46$ —

à 25°C : $T_{\frac{1}{2}} = 4,28$ —

c) *Énergie d'activation thermique de la réaction.*

La loi d'Arrhénius :

$$\text{Log } K = -\frac{E}{RT} + \text{Log } A \quad (4)$$

permet le calcul de l'énergie d'activation E , connaissant $R = 1,987 \text{ cal/d}^\circ\text{mole}$ et les variations de K en fonction de $1/T$ (calculées précédemment).

La relation est linéaire (fig. 4). Le coefficient de corrélation est : $\rho = -0,9980$.

L'équation de la droite de régression s'écrit :

$$\text{Log } K = -3\,996,21 \cdot \frac{1}{T} + 11,44$$

d'où l'on peut tirer : $E = 7\,940,5 \text{ cal./d}^\circ\text{mole}$.

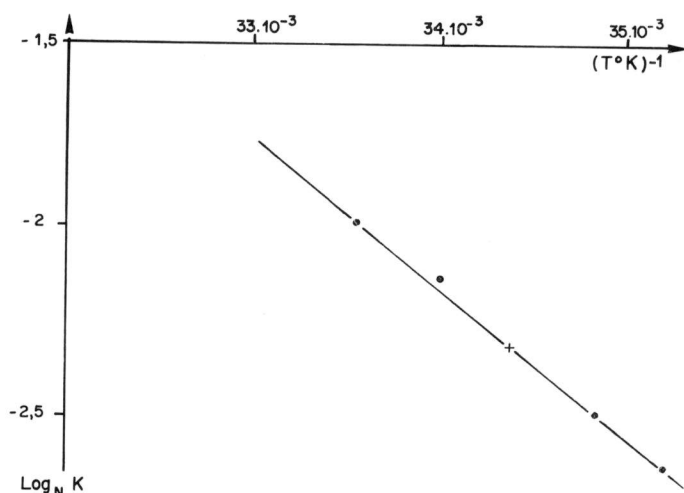


FIG. 4. — Variations du Log. du coefficient de vitesse de dégradation en fonction de l'inverse des températures (degrés Kelvin).

Le calcul de E peut aussi être effectué d'après l'équation (4) entre les températures T_1, T_2, T_3, T_4 prises 2 à 2. Entre T_1 et T_2 on peut écrire : (5) $E = 1,987 \text{ Log } \frac{K_2}{K_1} \left(\frac{T_1 - T_2}{T_2 - T_1} \right)$

Entre 11 et 25°C : $E = 7\,784,26 \text{ cal/d}^\circ\text{mole}$

14 et 25°C : $E = 7\,664,21$ —

21 et 25°C : $E = 5\,984,58$ —

11 et 21°C : $E = 8\,470,32$ —

14 et 21°C : $E = 8\,588,57$ —

11 et 14°C : $E = 8\,203,77$ —

La valeur moyenne est :

$$\bar{E} = 7\,782,62 \text{ cal/d}^\circ\text{mole}$$

$$\text{Écart-type : } s = 953,61$$

intervalle de confiance : $\pm 1\,000,91 \text{ cal/d}^\circ\text{mole}$
(seuil 5 p. 100)

Cette valeur, relativement faible de l'énergie, d'activation thermique, correspond effectivement à la facilité d'oxydation de l'acide ascorbique.

d) *Cinétique de dégradation en présence de larves à 25°C.*

La présence des larves dans le milieu accélère la dégradation de l'acide ascorbique et la courbe donnant Log C en fonction du temps n'est plus une droite (fig. 5).

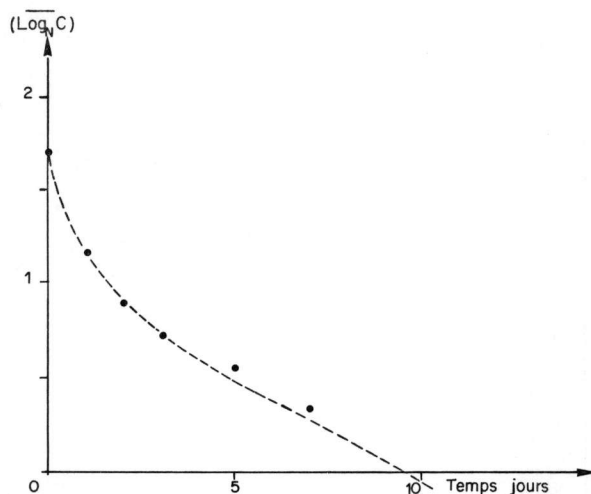


FIG. 5. — Cinétique de dégradation de l'acide ascorbique dans un milieu contenant des larves élevées à 25°C : expression en coordonnées semi-logarithmiques (linéaire dans le cas d'une réaction d'ordre 1).

Ceci donne à penser que l'ordre de la réaction n pourrait être supérieur à 1. Examinons l'hypothèse où $n = 2$: l'équation générale $\frac{1}{C^{n-1}} - \frac{1}{C_0^{n-1}} = (n-1) Kt$, primitive de $-\frac{dc}{C^n} = Kdt$ devient : $\frac{1}{C} = Kt + \frac{1}{C_0}$.

TABLEAU 4

Variations de la concentration en acide ascorbique en fonction du temps dans des boîtes de milieu contenant des larves en élevage à 25°C

Temps (jours)	(N)	Ac. Ascorb. (mg/g)	Écart-type	i seuil 5 p. 100
1	16	3,219	0,6036	0,3216
2	10	2,486	0,0610	0,0437
3	5	2,074	0,0279	0,0347
5	21	1,640	0,3345	0,1523
7	11	1,418	0,3320	0,2134
10	3	0,847	0,0058	0,0142

Pour $N = 73$ couples de mesures, la relation entre $\frac{I}{C}$ et t est linéaire.

Le coefficient de corrélation est $\rho = + 0,912$.

L'équation de la droite de régression est :

$$\frac{I}{C} = 0,080 t + 0,23 \quad (\text{fig. 6}) \quad (5)$$

D'où l'on tire C_0 calculé = 4,35 mg/g (le milieu a été conservé 4 jours à 11°C avant introduction des larves).

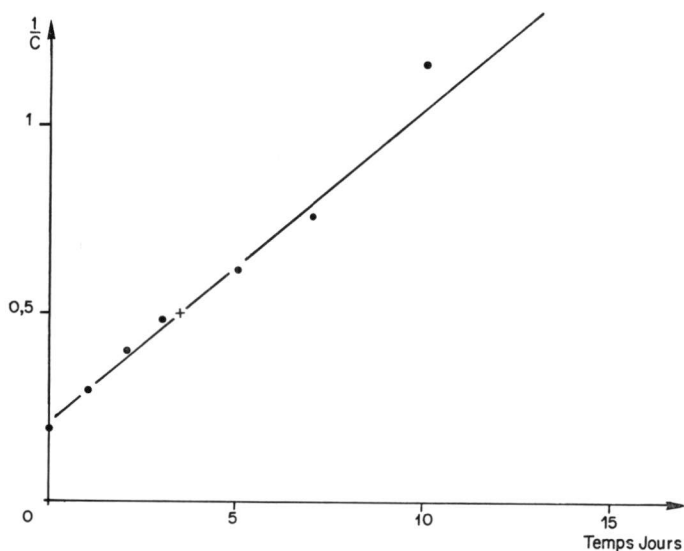


FIG. 6. — Cinétique de dégradation de l'acide ascorbique dans un milieu contenant des larves élevées à 25°C : expression de l'inverse des concentrations en fonction du temps (linéaire dans le cas d'une réaction d'ordre 2).

L'hypothèse d'une réaction du second ordre pourrait donc être retenue. La vitesse maximale peut de nouveau être calculée : $V_M = K \overline{C_0}^2 = 1,57$ mg/g/jour.

En l'absence de larves, la vitesse maximale était de 0,917 mg/g/jour soit 1,7 fois moins élevée.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'oxydation de l'acide ascorbique dans les milieux gélifiés utilisés pour l'élevage de Lépidoptères phytophages s'avère, en définitive moins rapide qu'il était permis de le craindre, compte tenu des données bibliographiques.

En effet, selon CHIPPENDALE et BECK (1964), la perte de vitamine C dans les milieux de cultures de tissus est totale au bout de 24 heures d'aération à 4°C, tandis que pour DADD *et al.* (1967), l'oxydation en milieu liquide est complète après 7 jours de conservation à 21°C.

Au cours de nos expériences, la perte subie par stérilisation à l'autoclave à 120°C sous 1 bar s'est montrée voisine de 0,53 p. 100 par minute, soit 16 p. 100 seulement après une durée de 30 mn, généralement suffisante pour obtenir une bonne asepsie.

D'autre part, dans les milieux conservés à 11°C, 14°C, 21°C, et 25°C, une perte de 99 p. 100 n'est atteinte qu'au bout de 28 jours, 36 jours, 54 jours et 66 jours respectivement.

Tout se passe donc comme si la texture du milieu gélifié freinait l'alimentation continue en oxygène nécessaire pour une oxydation rapide de l'acide ascorbique (CURDA et KYZLINK, 1971).

Par contre, la présence de larves induit dès le départ une cinétique d'oxydation plus rapide : dans ce cas, le phénomène pourrait résulter du concours de plusieurs facteurs tels que l'aération mécanique et l'augmentation de la surface d'oxydation créées par les galeries ainsi que la présence de catabolites excrétés par les larves. De fait, le pH des milieux contenant des larves se maintient à 4,67 ($N = 7$, $sx = 0,208$) durant toute la période du développement larvaire, tandis que celui des milieux vierges se situe dans le même temps à 4,41 ($N = 7$, $sx = 0,063$) : cette différence, quoique faible, pourrait être cependant suffisante pour modifier, elle aussi, les cinétiques d'oxydation ; des recherches particulières sont en cours à ce sujet.

La durée d'évolution larvaire de *Chilo suppressalis* est voisine de 42 jours à 25°C et de 66 jours à 21°C (BOUNIAS, 1972) : dans ces conditions, dès le 3^e stade (15 jours à 25°C), les larves se nourrissent sur un milieu ne contenant plus que 1 dixième de la teneur initiale en vitamine C alors qu'au 5^e stade du développement (25 j à 25°C), la teneur est inférieure à 1 centième de la valeur introduite.

Cette observation pourrait induire à penser que l'acide ascorbique n'est un facteur essentiel que pendant les premiers stades du développement ou que certains de ses produits d'oxydation auraient encore une activité sur la croissance des larves lors des stades ultérieurs.

La suite de nos recherches a donc pour objet d'analyser ces différentes hypothèses.

Reçu pour publication en avril 1976.

SUMMARY

OXIDATIVE DEGRADATION OF ASCORBIC ACID IN DIETS PREPARED FOR ARTIFICIAL NUTRITION OF PHYTOPHAGOUS LEPIDOPTERA

The loss of ascorbic acid by spontaneous oxidation has been studied in nutritive media prepared for the artificial rearing of phytophagous Lepidoptera.

By autoclave-sterilization at 120°C, under 1 bar pressure, the rate of ascorbic acid oxidation reaches 0,5 p. 100 per mn.

Under rearing conditions, the oxidation-rate increases with temperature. In the absence of larvae in the media, the reaction follows a Kinetics of the 1st order, and the calculated value of thermic-activation energy is : 7 800 Cal/d°/mole. The presence of larvae in the media increases the degradation of ascorbic acid and the type of the reaction turns to a 2nd order Kinetics.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUNIAS M., 1972. Influence de la température sur le développement de la Pyrale du Riz (*Chilo suppressalis* Wlk.) en élevage sur milieu artificiel. *Rapport I.N.R.A.*, 14 pp.
- CHIPPENDALE G. M., BECK S. D., 1964. Nutrition of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hüb.). V. Ascorbic acid as the corn leaf factor. *Entomol. exper. appl.*, **7**, 241-248.
- CURDA D., KYZLINK V., 1971. Influence of temperature and oxygen access on the oxidative destruction of L. ascorbic acid. *Nahrung*, **15**, 165-176.
- DADD R. H., 1957. Ascorbic acid and carotene in the nutrition of the desert locusts. *Nature, Lond.* **179**, 247-248.
- DADD R. M., KRIEGER D. L., MITTLER T. E., 1967. Studies on the artificial feeding of the Aphid *Myzus persicae* (Sulzer). IV. Requirements for watersoluble vitamins and ascorbic acid. *J. Insect Physiol.*, **13**, 249-272.
- GOZIN A. A., 1972. Chemical composition of *Artemisia absinthium* (common wormwood) growing in the Smolensk Region. (En Russe). *Rasten Resur.*, **8**, 571-573.
- GUENNELON G., 1968. L'alimentation artificielle des larves de Lépidoptères phytophages. (Mise au point bibliographique). *Ann. Épiphyties*, **19**, 539-570.
- GUENNELON G., SORIA F., 1974. Mise au point d'un élevage permanent de laboratoire de la Pyrale du riz : *Chilo suppressalis* WALKER (Lepidoptera, Pyralidae) sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **5**, 547-558.
- GUPTA S. D., CHAUDHURI C. R., CHATTERJEE I. B., 1972. Incapability of L. ascorbic acid synthesis by insects. *Arch. Biochem. Biophys.*, **152**, 889-890.
- ITO T., ARAI N., 1965. Nutrition of the silkworm, *Bombyx mori*. IX. Further studies on the nutritive effects of ascorbic acid. (Jap., Rés. Angl.). *Bull. Sericic. Exp. Sta. Japan*, **20**, 1-19.
- LEVISON H. Z., NAVON A., 1969. Ascorbic acid and unsaturated fatty acids in the nutrition of the Egyptian Cotton leaf worm, *Prodenia litura*. *J. Insect Physiol.* **15**, 591-595.
- ROE J. H., 1961. Appraisal of methods for the determination of L. ascorbic acid. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **92**, 277-283.
- VANDERZANT E. S., RICHARDSON C. D., 1963. Ascorbic acid in the nutrition of plant-feeding insects. *Science, N. Y.*, **149**, 989-991.

PRÉSENCE DE β -ALANYLTYROSINE
CHEZ LE DIPTÈRE TACHINAIRE
PHRYXE CAUDATA ROND.
IMPORTANCE RELATIVE
DES ACIDES AMINÉS LIBRES,
PEPTIDIQUES ET PROTÉIQUES

B. DELOBEL et G. BONNOT

avec la collaboration technique de Josette GUILLAUD

*Laboratoire de Biologie, I. N. R. A.,
Institut national des Sciences appliquées,
Bâtiment 406,
20, avenue Albert Einstein,
69621 Villeurbanne Cedex*

RÉSUMÉ

Les acides aminés libres, peptidiques et protéiques, constituent respectivement, en fin de vie larvaire du Diptère Tachinaire *Phryxe caudata*, 18,6, 20,8 et 60,6 p. 100 des acides aminés totaux. La β -alanyltyrosine contient à elle seule 30 p. 100 des acides aminés peptidiques ; elle représente 42 p. 100 de la tyrosine totale et 40 p. 100 de la β -alanine totale de la larve.

INTRODUCTION

Nous avons étudié chez le Diptère Tachinaire *Phryxe caudata*, la répartition des acides aminés, en acides aminés libres, peptidiques et protéiques dans un broyat total de l'insecte, afin de préciser certains résultats obtenus par l'hydrolyse totale de *P. caudata* (BONNOT, DELOBEL, GRENIER, 1976).

En effet, nous avons constaté alors, une importante accumulation de tyrosine et de β -alanine au cours du développement. L'accumulation simultanée de ces deux composés, pouvait résulter au moins en partie, du stockage de β -alanyltyrosine, peptide déjà décrit chez d'autres diptères.

L'analyse effectuée sur un pool n'est qu'une étape préliminaire à l'étude de l'évolution des fractions d'acides aminés libres, peptidiques et protéiques au cours du développement larvaire de *P. caudata*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La Tachinaire étudiée est un endoparasite élevé au laboratoire sur *Galleria mellonella* (DELOBEL, LAVIOLETTE, 1969). Les 6 larves utilisées ici, sont des larves du troisième stade, à la fin de la période d'alimentation (poids moyen 44,7 mg). Elles sont obtenues par dissection de l'hôte, pesées, puis broyées ensemble à l'Ultraturax dans de l'eau distillée.

L'acide α -aminoguanidinopropionique (AGP) est ajouté comme premier standard interne (18,6 nmole par mg de poids frais). Après ultrafiltration sur membrane Diaflo UM 2 ⁽¹⁾, l'ultrafiltrat, contenant acides aminés libres, oligopeptides et AGP est analysé, pour partie directement, pour partie après hydrolyse. Le résidu d'ultrafiltration est marqué à la norleucine comme deuxième standard interne (46,6 nmole par mg de poids frais initial) puis hydrolysé avant analyse. L'AGP dosé lors de cette analyse permet de mesurer et de déduire la contribution à cette fraction des restes d'acides aminés libres et peptidiques.

Les hydrolyses sont réalisées à 120° pendant 24 heures dans l'acide chlorhydrique 6 N sous une pression résiduelle d'azote inférieure à 3×10^{-2} mm de mercure.

L'identification des pics et leur mesure a été réalisée conjointement sur Autoanalyseur Technicon monocolonne en 24 heures, suivant les méthodes déjà décrites (BONNOT, DELOBEL, 1970) et sur Aminolyseur Optica bicolonne en 2 heures (NOE, MENEZO, BONNOT) qui permet le dosage de glutamine et asparagine.

Sur l'appareil Technicon, l'AGP est élué entre histidine et arginine, il présente un facteur de coloration F égal à 1,43.

La β -alanyltyrosine, plus colorable que la β -alanine ($F = 1,97$) a été identifiée et dosée par comparaison à la β -alanyltyrosine commerciale (Calbiochem). Elle est éluée entre l'acide γ -aminobutyrique et l'éthanolamine (l'éthanolamine a un temps de sortie voisin de celui de la cynurénine ; toutes deux forment un pic juste avant celui de l'ammoniaque).

Les acides aminés peptidiques sont obtenus par différence entre les analyses d'ultrafiltrat avant et après hydrolyse. Les contributions d'asparagine et glutamine à l'acide aspartique et à l'acide glutamique après hydrolyse, sont retranchées pour déterminer l'acide aspartique et l'acide glutamique d'origine peptidique.

RÉSULTATS

Les résultats sont exprimés en quantités d'acides aminés (en nanomoles) par milligramme de poids frais (tabl. 1). Pour chaque acide aminé, la répartition en libre, peptidique et protéique, est indiquée en pourcentage de la quantité totale de cet acide aminé.

En plus des pics correspondant aux acides aminés reportés au tableau 1, on observe sur les chromatogrammes, des pics correspondant à des peptides non identifiés, notamment entre phénylalanine et β -alanine, et entre β -alanyltyrosine et éthanolamine. Une substance résistante à l'hydrolyse forme un pic après l'arginine, mais avant l'homoarginine.

(1) Cette membrane laisse filtrer quantitativement les acides aminés mais est sensée retenir les peptides de poids moléculaire supérieur à 1 000 environ.

TABLEAU I

Répartition en libres, peptidiques et protéiques, des acides aminés de la larve de *Phryxe caudata*, en nanomole par mg de poids frais, et en pourcentage de la quantité totale de chaque acide aminé

	nmole par mg de poids frais			Pourcentage de la quantité totale de l'acide aminé considéré		
	Libre	Pept.	Prot.	Libre	Pept.	Prot.
Acide aspartique	3,27	1,84	51,44	18,7	2,8	78,5
Thréonine	5,35	1,66	26,19	16,1	5,0	78,9
Sérine	9,76	0,51	24,65	27,9	1,5	70,6
Asparagine	8,99					
Glutamine	4,07					
Acide glutamique	18,14	34,80	58,78	19,2	30,0	50,8
Proline	14,92	8,77	21,80	32,8	19,3	47,9
Glycine	5,94	17,72	48,25	8,3	24,6	67,6
Alanine	18,14	6,28	39,24	28,5	9,9	61,6
Valine	7,28	3,59	39,46	14,5	7,1	73,4
Méthionine	0,53	0,54	11,00	4,4	4,5	91,1
Cystine			0,50			100,0
Isoleucine	2,01	0,70	27,00	6,7	2,4	90,9
Leucine	3,34	4,67	39,69	7,5	3,0	89,5
Tyrosine	2,60	36,75	26,22	4,0	56,0	40,0
Phénylalanine	1,42	3,62	26,48	4,5	11,5	84,0
β -alanine	18,72	48,73	0,93	27,4	71,2	1,4
β -aminoisobutyrique	1,28		0,03	88,0		2,0
γ -aminobutyrique	1,65	0,77		55,0	45,0	
Éthanolamine		5,87	3,09		65,5	34,5
Ornithine	0,56	2,05	1,00	17,9	47,6	34,5
Lysine	2,80	4,29	57,53	4,3	6,6	89,0
Histidine	1,68	2,98	19,54	6,9	12,4	80,7
Arginine	4,47	1,86	23,65	14,9	6,2	78,9
TOTAL	168,25	188,0	546,67	18,6	20,8	60,6
β -alanyltyrosine		27,52			100,0	

DISCUSSION

I. — Les acides aminés libres

Les acides aminés libres représentent dans leur ensemble 15 p. 100 des acides aminés totaux des larves de *P. caudata* étudiées ici, soit 168 nmole par mg de tissu. Cette concentration est voisine de celle trouvée chez *Glossina palpalis* adulte (132 nmole par mg de poids frais) par BALOGUN, HANIMANN et CHEN, 1969 mais beaucoup plus élevée que celles relevées tant chez les larves de *Dacus oleae* : 35 nmole par mg (MANOUKAS, 1972) que chez celles de *Drosophila melanogaster* : 15,4 nmole par mg (WIDMER, 1973).

Comme chez d'autres Diptères, alanine, sérine et acide glutamique sont les acides

aminés libres présents aux concentrations les plus importantes chez *P. caudata*. L'acide β -aminoisobutyrique et l'acide γ -aminobutyrique existent en quantités notables, mais, c'est surtout la concentration en β -alanine qui apparaît comme très élevée (18,7 nmole par mg de poids frais).

2. — Les peptides

À la fin de la période d'alimentation de la larve du dernier stade, les acides aminés sont présents en quantités plus importantes que les acides aminés libres. β -alanine, tyrosine, acide glutamique et glycine représentent à eux seuls 74 p. 100 des acides aminés peptidiques, alors que, lysine et histidine, composants importants des peptides de *Phormia regina* (BODNARYK, LEVENBOOK, 1968) ne figurent pratiquement pas dans la composition des peptides de *P. caudata*.

La présence d'oligopeptides chez les Diptères, et leur importance quantitative est connue, mais il existe peu d'informations quant à leur nature et leur rôle. Cependant, la γ -glutamylphénylalanine (BODNARYK, 1970) et la β -alanyltyrosine (LEVENBOOK, BODNARYK et SPANDE, 1969) ont été décrites et étudiées, la première chez les Muscides, la seconde chez les Sarcophagides. Elles représentent des formes de stockage de la tyrosine et de la phénylalanine, lesquelles seront utilisées lors de la formation du puparium sous forme de dérivés de quinones.

Chez *P. caudata*, la β -alanyltyrosine est présente, et contribue à elle seule, à presque un tiers en mole des acides aminés peptidiques totaux. La β -alanyltyrosine recèle 40 p. 100 de la β -alanine totale soit 56 p. 100 de la β -alanine peptidique. La β -alanine doit donc exister liée à d'autres acides aminés que la tyrosine ; nous avons d'ailleurs montré l'existence de peptides non identifiés dont certains doivent recéler de la β -alanine.

La β -alanyltyrosine contient 75 p. 100 de la tyrosine peptidique soit 42 p. 100 de la tyrosine totale.

La β -alanyltyrosine a déjà été identifiée chez une Tachinaire, mais elle est absente, des quatre autres tachinaires étudiées par BODNARYK (1972).

CONCLUSION

Les acides aminés libres et peptidiques de *P. caudata* représentent 40 p. 100 des acides aminés totaux, qui eux-mêmes constituent 10 p. 100 du poids frais des larves en fin de dernier stade larvaire.

L'étude, au cours du développement, des variations des trois fractions d'acides aminés étudiées ici de façon ponctuelle, pourra apporter une référence utilisable dans l'étude d'éventuels déséquilibres dans la composition corporelle de larves élevées sur milieu artificiel. Une telle étude, qui fera l'objet d'une publication ultérieure, renseignera aussi sur la dynamique de l'accumulation de β -alanyltyrosine.

Reçu pour publication en mai 1976.

SUMMARY

β -ALANYLTYROSINE IN THE TACHINIDAE PHRYXE CAUDATA ROND.
RELATIVE IMPORTANCE OF FREE PEPTIDIC AND PROTEIC AMINOACIDS

Free, peptidic and proteic aminoacids account respectively for 18.6, 20.8, and 60.6 p. 100 of total aminoacids at the end of the larval life of the Tachinid Diptera *Phryxe caudata*. β -alanyl-tyrosine alone contains 30 p. 100 of the peptidic aminoacids; it represents 42 p. 100 of total tyrosine and 40 p. 100 of total β -alanine of the larva.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALOGUN R. A., HANIMANN F., CHEN P. S., 1969. Separation of free amino acids and derivatives in the tsetse fly *Glossina palpalis* (Diptera) by ion exchange Chromatography. *Experientia*, **25**, 93-95.
- BODNARYK R. P., 1970. Biosynthesis of gamma-L-glutamyl-L-phenylalanine by the larva of the house-fly *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 919-929.
- BODNARYK R. P., 1972. A Survey of the occurrence of β -alanyl-tyrosine, γ -glutamyl-phenylalanine and Tyrosine- σ -phosphate in the larval stage of flies (Diptera). *Comp. Biochem. Physiol.*, **43 B**, 587-592.
- BODNARYK R. P., LEVENBOOK L., 1968. Naturally occurring low-molecular-weight peptides from the blowfly *Phormia regina*. *Biochem. J.*, **110**, 771-773.
- BONNOT G., DELOBEL B., 1970. Détermination des paramètres d'identification et de dosage par chromatographie d'échange d'ions de 61 acides aminés et composés apparentés. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **10** (3), 357-367.
- BONNOT G., DELOBEL B., GRENIER S., 1976. Composition corporelle en acides aminés du parasitoïde *Phryxe caudata* ROND. (Diptera, Tachinidae) au cours de sa croissance larvaire. *J. Insect. Physiol.* (sous presse).
- DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* ROND. (Larvaevoridae) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF sur un hôte de remplacement *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, **268**, 2436-2438.
- LEVENBOOK L., BODNARYK R. P., SPANDE T. F., 1969. β -Alanyl-Tyrosine. Chemical Synthesis, properties and occurrence in larvae of the fleshfly *Sarcophaga bullata* PARKER. *Biochem. J.*, **113**, 837-841.
- MANOUKAS A. G., 1972. Free and Peptide-bound amino acids in the insect *Dacus oleae* (Gmelin). grown under natural and artificial conditions. *Comp. Biochem. Physiol.*, **43 B**, 787-794.
- NOE, MENEZO Y., BONNOT G., 1974. Separazione di aminoacidi basici con tamponi al sodio su Resina scambio ionica. *Riv. Soc. Ital. Sci. Aliment.*, **6**, 171-174.
- WIDMER B., 1973. Untersuchungen zur Synthese und zum Metabolismus von Aminosäuren in Larven des Wildtyps und der Letalmutanten *l* (3) *tr* und *l* (2) *me* von *Drosophila melanogaster*. *Insect. Biochem.*, **3**, 181-203.

ALIMENTATION DES LARVES
DE *RHAGIUM INQUISITOR* L.
(COLÉOP. CERAMBYCIDAE)
EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES
RYTHME PRANDIAL, TRANSIT INTESTINAL,
INDICES DE CONSOMMATION ET DE CROISSANCE

G. RIBA*

Laboratoire de Zoologie,
Institut national agronomique,
16, rue Claude Bernard
75005 Paris

RÉSUMÉ

L'actographie et la radiographie utilisées pour étudier l'activité alimentaire et le transit intestinal de la larve de *Rhagium inquisitor*, ont permis de mettre en évidence l'existence d'un rythme nycthéméral de l'activité prandiale, à déterminisme thermopériodique.

D'autre part, l'étude quantitative de la prise alimentaire et de l'utilisation de la nourriture, abordée sur des bases statistiques, a permis de préciser l'influence des caractéristiques du milieu nutritionnel : structure physique du substrat, nature des constituants énergétiques, présence d'éléments stimulants ou inhibiteurs.

INTRODUCTION

Rhagium inquisitor est un Cérambycide dont la larve, xylophage, vit dans les troncs de Pin décomposés, à la limite de l'aubier et du rhytidome. Dans les conditions naturelles, la ponte a lieu en été et le développement de la larve jusqu'au stade imaginal requiert au minimum quinze mois.

Les insectes utilisés pour nos expériences ont été récoltés au mois de novembre en forêt de Fontainebleau ; avant les premières gelées. Certains se trouvaient au deuxième stade larvaire, d'autres au dernier, mais aucun n'étaient en hibernation.

* Nouvelle adresse : Station de Lutte biologique, I. N. R. A., La Minière, 78000 Versailles.

Nous ne connaissons pas de méthode d'élevage de larves de Cérambycides sur milieu artificiel, assurant une croissance maximale des individus. En effet, il est aisé de voir que tous les imagos de Cérambycides issus des élevages de laboratoire sont de taille très inférieure à la normale et présentent parfois des malformations morphologiques.

Le travail présenté a pour but de préciser les caractéristiques de la nutrition de ces larves, et d'estimer l'influence de divers facteurs dans le déficit pondéral signalé.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

En fonction du but poursuivi, les conditions d'élevage des larves diffèrent ; celles-ci étant placées soit dans une amorce de galerie creusée dans des fragments de tronc, soit sur un substrat meuble constitué de particules de 5 mm² de liber et rhytidome. Dans ce dernier cas les larves sont isolées dans un tube de 3 cm de hauteur et 1 cm de diamètre. Pour les études quantitatives les lots sont placés dans une étuve programmée de la façon suivante :

- cycle photopériodique de 24 heures dont la scotophase va de 20 heures le soir à 8 heures du matin,
- thermopériodisme tel que pendant la photophase la température est de 23°, pendant la scotophase elle est de 15°.

Le degré hygrométrique de l'air ambiant est maintenu à un taux élevé (90 p. 100) et l'humidification du milieu alimentaire assure à ce dernier une humidité relative de 180 p. 100 à 200 p. 100.

Méthodes pondérales

La mesure de parties tégumentaires sclérotinisées (distance inter antennaire) ou celle du diamètre des excréments, qui chez les Cérambycides ont une évolution isométrique, est un critère très précis de la croissance larvaire (DAVID, 1967).

Mais nous avons considéré les variations pondérales qui sont d'un emploi plus rapide, ce qui nous a permis d'en effectuer un grand nombre (3 200) indispensable en raison de l'hétérogénéité comportementale des larves.

Seules des larves de premier ou deuxième stade ont été utilisées pour éviter le risque de travailler sur une larve en pré-nymphose dont le métabolisme est très perturbé (SRIHARI, 1970).

L'emploi de cette méthode nous permettra une étude quantitative de la nutrition larvaire ainsi que l'évaluation de la durée du transit intestinal.

Techniques radiographiques et actographiques

Étant donné la petite taille des larves de *R. inquisitor* nous prenons pour ces manipulations des larves de dernier stade (600 mg environ). Une des techniques traditionnelles de l'étude du transit intestinal des insectes consiste à imprégner l'aliment avec un colorant (souvent le carmin indigo) (DESCHAMPS, 1954). Mais cette méthode est trop peu précise pour des larves de Cérambycide car le colorant diffuse relativement vite par rapport à la durée du transit. C'est pourquoi nous avons eu recours à la méthode radiographique (CHARARAS, ÉCHAUBARD, DAVID, 1973) qui consiste à imprégner du liber broyé avec une solution de sulfate de baryum glucosée à 5 p. 100. Ce sel est opaque aux rayons X et peut donc être repéré. Nous utilisons un générateur de rayons X de type Theta 60 équipé d'un tube QEG 59 fonctionnant sous une tension de 14 KV à une intensité de 4 mA. Cette technique permet de visualiser le transit de l'aliment qui se trouve physiquement et chimiquement dans un état voisin de celui des conditions naturelles.

Cependant le contrôle de la progression du bol alimentaire nécessite des radiographies répétées toutes les trois heures, ce qui entraîne des manipulations fréquentes de la larve et soumet celle-ci à une dose cumulée d'irradiations trop élevée et néfaste.

C'est pourquoi nous avons complété ces données fragmentaires par une étude continue de l'activité alimentaire de la larve, grâce à la méthode actographique, ce qui nous permet d'obtenir des renseignements plus précis concernant le rythme prandial. A cette fin, nous creusons une petite entrée de 7 mm de diamètre et 3 à 4 cm de long à la limite de l'écorce et de l'aubier d'un

fragment de tronc de Pin en état saproxylique suffisamment avancé (juste avant l'apparition de la « pourriture blanche »). Nous y déposons la larve et après 24 heures commencent les enregistrements à l'aide d'un actographe. L'appareil utilisé est un actographe à capteur électro-acoustique de très grande sensibilité ⁽¹⁾ puisqu'il a permis d'enregistrer l'activité d'une larve de *Sitophilus oryzae* située à l'intérieur d'un grain de blé (PESSON et OZER, 1968).

II. — L'ACTIVITÉ ALIMENTAIRE

Durée du transit intestinal

Chez les insectes xylophages le poids de la nourriture assimilée est très faible par rapport à celui de la nourriture ingérée. On peut donc, comme l'ont fait CHARARAS, ÉCHAUBARD, DAVID, (1973) considérer que la durée du transit intestinal est assez proche du temps nécessaire pour que le poids des excréments rejetés égale celui du bol alimentaire, car la prise de nourriture et la défécation sont discontinues. Les mesures présentées sont les moyennes obtenues sur dix larves de deuxième stade de poids initiaux semblables. La moyenne du poids des larves est de 120 mg ; celle des excréments journaliers est de 4,4 mg. Enfin celle du poids des bols alimentaires obtenus après dissection de larves nourries est de 5,1 mg (poids frais). D'où la durée minimale approximative du transit intestinal :

$$\frac{5,1 \times 24}{4,4} = 27 \text{ heures.}$$

Les données radiographiques obtenues sur des larves de dernier stade sont en accord avec ce résultat puisque pendant la durée de l'expérience de 30 heures aucune larve ne s'est entièrement vidée (tabl. 1).

A titre de comparaison, rappelons que CHARARAS, ÉCHAUBARD, DAVID (1973) ont montré que les larves d'*Ergates faber* L. excrètent journellement environ 6 p. 100 de leur poids. (Nous trouvons 4 p. 100 chez *R. inquisitor*). Les mêmes auteurs concluent à une durée du transit de 48 heures à 20° pour *E. faber*.

La lenteur du transit intestinal en rapport avec la grande longueur du tube digestif (2,1 fois plus long que la larve) doit être considérée comme une adaptation à la xylophagie. En effet, le bois en état saproxylique est pauvre en éléments nutritifs, l'assimilation en est donc favorisée par un transit lent.

Mais nos travaux ont permis d'autre part de découvrir l'existence d'un rythme dans le transit intestinal.

Mise en évidence du rythme nycthéral

Les résultats des méthodes actographiques et radiographiques concordent étroitement.

Le chronoactogramme ci-dessous (fig. 1) correspond à l'activité d'une larve placée dans les conditions physiques énoncées au début (photopériodisme et thermopériodisme normaux). Il est aisé de constater la variation du nombre de pics

⁽¹⁾ Cet appareil a été réalisé par le laboratoire de Physiologie acoustique de l'I.N.R.A. dirigé par R. G. BUSNEL.

d'activités, très fréquents la nuit, plus rares le jour. De plus un contrôle acoustique permet aisément de vérifier que l'activité diurne correspond en fait à des déplacements, alors que la nuit nous entendons et reconnaissons parfaitement le bruit des mandibules. En condition d'élevage, à une température de 23° pendant le jour et 15° pendant la nuit, et pour une photopériode de 24 heures, les larves de *R. inquisitor* s'alimentent donc uniquement pendant la nuit. Il était alors très intéressant d'étudier l'influence des facteurs extérieurs sur ce rythme circadien.

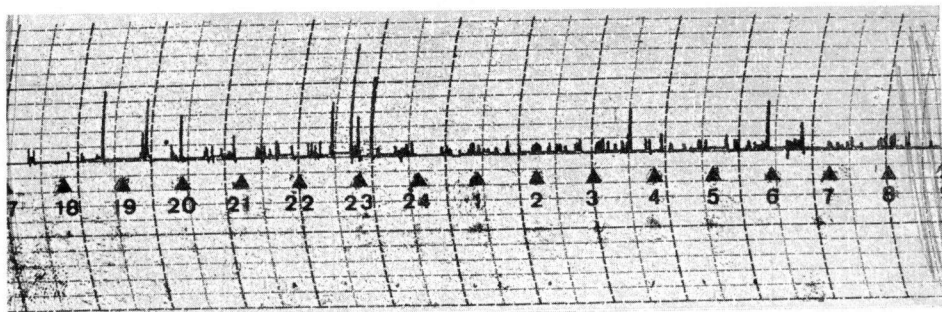


FIG. 1. — Chronoactogramme d'une larve soumise à un thermopériodisme normal

Le rôle des facteurs extérieurs. Origine du rythme nycthéméral

Si le rythme du transit alimentaire a une origine exogène nous devons pouvoir le modifier très profondément en changeant le thermopériodisme ou le photopériodisme.

Pour réaliser cette étude nous avons considéré la prise de nourriture dans douze lots de quatre larves chacun, placés quatre jours avant les premières mesures dans leurs conditions expérimentales respectives.

Le tableau I regroupe l'ensemble de nos observations. Il conduit aux conclusions suivantes :

1° L'initiation de la prise de nourriture (symbolisée par * dans les colonnes m).

Elle débute entre 18 heures et 24 heures dans les lots à thermopériodisme normal, par contre, elle s'échelonne entre 3 heures et 15 heures lorsque le thermopériodisme est inverse (basse température de 8 heures et 20 heures). Enfin, lorsque la température est constante, les larves se nourrissent à des heures très variables suivant les individus.

2° Le début de la défécation (symbolisée par le signe * dans les colonnes d).

Lorsque le thermopériodisme est normal, le début des défécations est groupé entre 9 heures et 15 heures. Quand le thermopériodisme est inverse les défécations s'échelonnent entre 15 heures et 3 heures du matin. Si la température est constante l'heure du commencement de la défécation varie en fonction des individus.

La figure 2 illustre particulièrement ce décalage dû aux variations thermopériodiques. L'enregistrement actographique (fig. 3) effectué sur une larve dont seul le thermopériodisme était inversé (15° de 8 heures à 20 heures) depuis trois jours, confirme l'importance des variations thermiques dans le comportement alimentaire.

D'autre part, il convient de noter qu'un éclaircissement constant entraîne une augmentation sensible de la mortalité. Ce résultat n'a pu être étudié davantage.

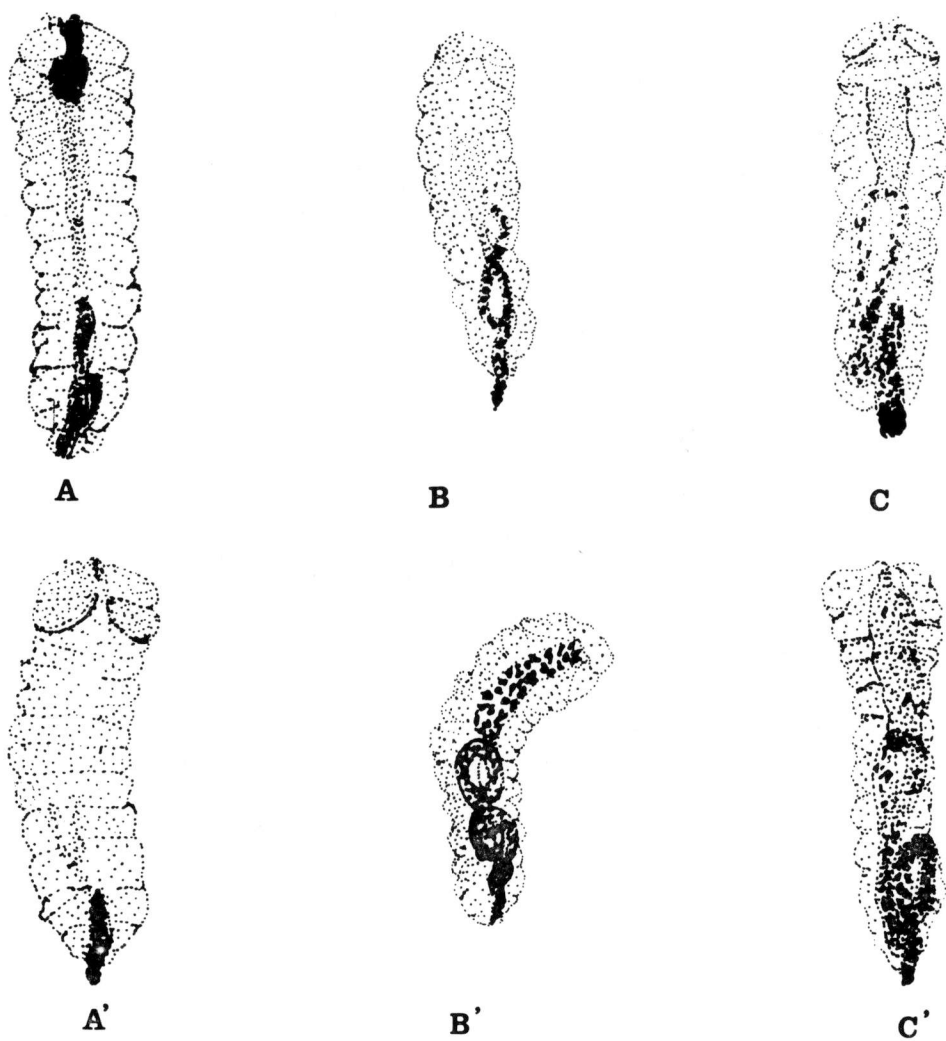


FIG. 2. — Radiographie de larves soumises à des thermopériodes différentes

Série A : thermopériodisme normal
 Série B : thermopériodisme inversé
 Série C : température constante à 23°C

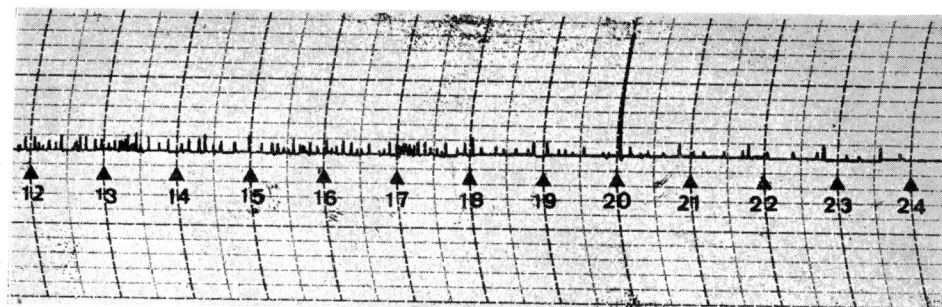


FIG. 3. — Chronoactogramme d'une larve soumise à un thermopériodisme inversé

Des études faites avec des photopériodes différentes mais à température constante montrent que les larves ne modifient pas leur comportement alimentaire. BURGERJON, 1972, souligne l'importance de ce facteur dans la nutrition de la larve de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. (Remarquons que tous les stades larvaires de R. sont à l'obscurité.)

Il semble donc que le cycle nycthéméral mis en évidence ait une origine surtout exogène liée aux variations de température. C'est une expérimentation plus poussée qui permettrait de déceler l'éventuelle existence d'une horloge biologique interne.

III. — ÉTUDE QUANTITATIVE DE LA NUTRITION

Nous nous proposons maintenant de rechercher l'influence de divers facteurs sur l'irrégularité et l'insuffisance de croissance des larves de *R. inquisitor* élevées dans les conditions semi-artificielles de laboratoire. Le principe de ces études est simple : nous comparons deux lots de larves mises dans des conditions expérimentales qui ne diffèrent que par un seul caractère. Si la différence considérée est significative nous concluons à la responsabilité du facteur étudié ⁽¹⁾.

Influence de la structure physique du milieu

Ayant obtenu au laboratoire la ponte et l'éclosion d'œufs nous prélevons dès la naissance une douzaine de larves nouveau-nées que nous isolons sur un broyat de liber et rhytidome. Les larves témoins sont élevées dans des fragments de troncs intacts. Les deux lots sont placés côte à côte et humidifiés de la même façon. Trois mois après nous comparons le poids des larves sur substrat meuble à celui de leurs sœurs restées dans les fragments de troncs. Les résultats sont présentés dans le tableau 2.

TABLÉAU 2

Poids des larves âgées de trois mois réparties dès leur naissance en deux lots où seule la structure physique du milieu alimentaire diffère

		Moyenne (mg)
Poids des larves issues des troncs (mg)	38 - 44 - 35,5 - 38,6 - 58 - 35 41,2 - 36 - 37,8 - 38,1	40,2
Poids des larves élevées sur milieu fragmenté	18 - 20 - 28 - 27 - 19	22,4

⁽¹⁾ Pour des raisons pratiques nous n'avons pu utiliser que des échantillons de faible effectif aussi nos résultats ont-ils toujours été soumis au « test *t* » dont l'hypothèse initiale est que les deux populations ont même moyenne et même variance.

Selon le « test t » il apparaît que la différence a au moins 95 p. 100 de chances d'être significative. Donc la structure physique du milieu influence profondément la croissance larvaire de *R. inquisitor*, le substrat meuble étant beaucoup moins favorable à la croissance des larves qu'un substrat naturel dur. Le thigmotactisme est sans doute un facteur très important dont il convient de tenir compte en vue de la préparation d'un milieu alimentaire artificiel.

Influence des constituants nutritifs

La faible valeur nutritive du régime alimentaire naturel suffit à expliquer la grande hétérogénéité observée dans la croissance des larves (DAVID, 1967). Elle est accentuée dans nos expériences par l'utilisation d'un substrat meuble, et par l'impossibilité de prendre en considération la plus ou moins grande proximité de la mue.

Dans la pratique, chaque lot est constitué de cinq à dix larves de poids initiaux très voisins. Chaque lot est mis trois jours avant le début des mesures sur le milieu nutritionnel choisi.

Nous avons utilisé les milieux nutritifs suivants :

— *Milieu oligidique*: SF : rhytidome + liber broyés.

— *Milieux méridiques*:

- *Milieu B*: milieu SF + 8 p. 100 de saccharose + 1 p. 100 de polyvitamines + 0,5 p. 100 de protéolysat.
- *Milieu Bt*: milieu B + composés terpéniques ⁽¹⁾.

— *Milieux holidiques*: le substratum est alors de la cellulose pure auquel on ajoute divers éléments.

- *Milieu C*: cellulose + 8 p. 100 de saccharose + 1 p. 100 de polyvitamines + 0,5 p. 100 de protéolysat.
- *Milieu Ct*: milieu C + composés terpéniques ⁽¹⁾.
- *Milieu C't* ⁽²⁾: milieu Ct + 1 p. 100 fructose + 2 p. 100 glucose + 1 p. 100 raffinose + 0,5 p. 100 levure de bière + 0,5 p. 100 cholestérol.

Ces milieux n'ont pu être utilisés que dans des conditions d'aseptie très relative. En effet, l'emploi important d'antibiotiques est impossible puisque ces larves ont des levures symbiotiques. Nous nous contentions donc de renouveler les milieux alimentaires tous les cinq jours.

Seuls cinq milieux ont été testés. Le tableau 3 regroupe l'ensemble de nos résultats. Ceux-ci conduisent aux conclusions suivantes :

— Les milieux à base de cellulose sont déficients par rapport à ceux à base de liber et rhytidome broyés. En effet, si l'on compare les milieux B et C ne différant que par le substratum, il est clair que la différence des moyennes est significative (« test t »: $|m_B - m_C| \geq 2 \sigma_p = 2 \times 1,87$).

⁽¹⁾ Ces derniers ont été préparés par dilution à 50 p. 100 dans de l'alcool éthylique absolu d'une solution mère de α pinène + β pinène + Δ_3 carène. Un centimètre-cube de cette solution est ajouté à 25 g de milieu. Le spectre d'odeur du milieu ainsi obtenu est quantitativement et qualitativement voisin de celui du bois du Pin sylvestre en phase de sécrétion des oléorésines.

⁽²⁾ C'est en comparant les milieux nutritionnels de plusieurs autres insectes que nous avons établi cette formule.

— Chez les xylophages primaires il a été noté que les composés terpéniques augmentaient l'appétence, mais nos observations montrent que ces substances aux concentrations utilisées ont un effet inhibiteur sur la croissance de larves de *R. inquisitor* ($|m_B - m_{Bt}| > 2 \times 3,03$).

TABLEAU 3

Moyennes des variations pondérales individuelles (exprimées par rapport à 100 g de poids frais) mesurées sur des lots de larves isolées, en nutrition pendant 10 jours sur divers milieux alimentaires.

	Milieu SF		Milieu B		Milieu B _t		Milieu C			Milieu C _t	
Variations pondérales de diverses larves réparties en 5 lots (%)	17,2	14,5	28,9	42	15,1	13,2	8,1	8,3	4,8	3,0	0
	13,8	16,6	39,1	32,8	20,7	17,1	8,8	7,3	4,9	0,3	3,2
	10,5	6,5	35,4		18,9		6,4	5,8	8,4	3,5	4
	8,3	7,1								3,2	0,4
	9,2									1,1	
Moyenne de ces variations	10,3		36		17		7			1,7	
$\sum_{i=1}^{i=n} (x_i - m)^2$	141,72		106,62		77,36		19,24			33,86	

— L'influence de la valeur énergétique de l'aliment est importante. Notre étude souligne que le milieu naturel (milieu SF) n'est pas celui qui assure la croissance maximale. Le milieu B, qui s'en distingue surtout par un taux plus élevé des facteurs énergétiques (sucres + acides aminés) et vitaminiques, permet une croissance très supérieure ($|m_B - m_{SF}| > 2 \times 2,25$).

Afin de mieux comprendre le mode d'action de ces facteurs, il était intéressant de faire l'analyse des rapports entre l'alimentation et la croissance en établissant divers indices nutritionnels.

Les indices nutritionnels

Le calcul de divers indices définis en particulier par WALDBAUER, 1968 et d'autres auteurs (LEGAY 1953, 1957, 1958, SMITH 1959, LAFON 1951) nous permet d'apprécier la consommation, l'assimilation et l'efficacité de milieux nutritifs.

Les indices utilisés dans cette étude sont :

— l'indice de consommation journalière (IC) ⁽¹⁾ :

$$IC = \frac{\text{Poids sec de nourriture consommée}}{\text{Poids frais moyen de l'animal pendant la période de consommation} \times \text{Période de consommation (en jours)}}$$

⁽¹⁾ Habituellement ces indices sont rapportés aux poids sec de l'animal afin d'éliminer les gains ou pertes en eau.

— l'indice de la croissance relative journalière ramené à 1 g de poids frais de biomasse (¹) :

$$CR = \frac{\text{Gain de poids pendant la période de consommation}}{\text{Poids frais moyen pendant la période de consommation}} \times \frac{\text{Période de consommation}}{(\text{en jours})};$$

— le coefficient d'efficacité de l'assimilation de la nourriture ingérée qui correspond à la capacité d'utilisation de la nourriture ingérée :

$$EAI = \frac{\text{Gain de poids} \times 100}{\text{Poids de nourriture ingérée}};$$

— le coefficient d'utilisation digestive approximatif. Il exprime le pourcentage de nourriture digérée :

$$CUDA = \frac{(\text{Poids de la nourriture ingérée} - \text{Poids des fèces}) \times 100}{\text{Poids de la nourriture ingérée}};$$

— le coefficient d'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée. Il correspond à la capacité d'utilisation de la nourriture digérée :

$$EAD = \frac{\text{Gain de poids} \times 100}{\text{Poids de la nourriture ingérée} - \text{Poids des fèces}}.$$

Les mesures présentées au tableau 4 ont permis les calculs des coefficients et indices dont les valeurs sont données dans le tableau 5.

TABLEAU 4

*Moyenne de mesures de trois lots de quatre larves isolées,
mis chacun sur un milieu alimentaire différent*

	Poids initial des larves (mg)	Poids de la nourriture donnée (mg)	Poids de la nourriture restante (mg)	Poids des fèces (mg)	Prise de poids frais (mg)	Poids sec de la nourriture ingérée (mg)	Durée de la période de consom- mation (j)
Milieu SF	170,15	4 652,2 <i>Poids sec</i> 1 566,38	4 155,9 <i>Poids sec</i> 1 399	210 <i>Poids sec</i> 189	29,15	167,37	5
Milieu C	95,60	4 154,40 <i>Poids sec</i> 1 573,63	3 654,7 <i>Poids sec</i> 1 422,07	38,5 <i>Poids sec</i> 28,31	4,2	151,6	5
Milieu C't	185,85	6 401,05 <i>Poids sec</i> 2 520,10	5 998,10 <i>Poids sec</i> 2 399,24	100,80 <i>Poids sec</i> 73,80	8,20	120,86	3

N. B. Dans le tableau 4 les poids secs exprimés sont ceux obtenus après passage de 6 heures dans une étuve à 100°.

TABLEAU 5

*Valeur des divers coefficients nutritionnels
calculés à partir des mesures du tableau 4*

	IC	CR	EAI (%)	CUDA (%)	EAD (%)
Milieu SF	0,19	0,03	17,4	82,6	21,1
Milieu C	0,31	0,009	2,8	81	3
Milieu C't	0,21	0,01	7	38,9	17,2

Les valeurs exprimées sont les moyennes de nos mesures effectuées sur des lots de quatre larves. Nous en dégageons les points essentiels suivants :

- Les indices et coefficients confirment les résultats des expériences précédentes et de plus ils permettent d'en comprendre les raisons.

- Les indices de consommation montrent que les milieux à base de cellulose donnent lieu à une prise alimentaire plus abondante. Ceci confirme l'évidence que plus le milieu alimentaire est pauvre plus les larves ont faim et plus elles consomment.

D'ailleurs, remarquons que les larves à jeun, qui ont donc très faim, ont un indice de consommation journalière 8 à 10 fois supérieur à celui qu'elles ont en nutrition normale (elles ingèrent environ 30 p. 100 de leur poids).

- Bien que consommés davantage les milieux à base de cellulose sont moins favorables à la croissance larvaire que les milieux à base de liber. Même le milieu C't, que l'on préconise comme type d'aliment complet, est en fait déficient en certains éléments favorables à la nutrition. Une analyse précise du bois de Pin en état saproxylique permettrait sans doute de dire lesquels de ses constituants il conviendrait d'adjoindre à nos milieux artificiels à base de cellulose.

- Les indices de consommation montrent d'autre part que les composés terpéniques agissent chez les insectes xylophages secondaires comme inhibiteurs de l'appétence (par contre ils sont phagostimulants chez les xylophages primaires). Mais de plus nos résultats montrent une action nocive au niveau métabolique. En effet, les terpènes provoquent une très forte baisse du CUDA. Il serait cependant souhaitable d'étudier le rôle de ces composés à des concentrations plus faibles.

- Les coefficients d'efficacité de l'assimilation digestive EAD sont directement fonction de la valeur nutritive du milieu (comparons à ce propos les milieux C et C't). Mais même avec le milieu alimentaire naturel, la nourriture reste difficile à digérer et est très peu efficace.

CONCLUSIONS

Ces travaux ont permis de préciser quelques caractéristiques de la nutrition des larves de *R. inquisitor* xylophage vivant sur bois en décomposition. Tout d'abord, l'alimentation de ces insectes est soumise à un rythme nyctéméral dont le déterminisme est lié à la thermopériode.

D'autre part, l'adaptation des larves à un milieu nutritionnel pauvre se manifeste par un transit intestinal très lent, ce qui permet une meilleure digestion et facilite l'assimilation de la nourriture (CUDA élevé).

L'étude expérimentale de la nourriture et de divers indices physiologiques qui s'y rapportent, indique en outre, que les milieux holidiques à base de cellulose et enrichis par des éléments nutritifs et vitaminiques sont cependant moins favorables que le milieu naturel à base de liber.

Les caractéristiques physiques du substrat jouent un rôle important en rapport avec le comportement larvaire, les milieux expérimentaux offrant un substrat meuble semblant ne pas répondre aux exigences thigmotactiques des larves.

La poursuite de ces recherches devrait permettre l'obtention de lots larvaires plus homogènes qui sont indispensables pour aborder l'étude du rôle des levures symbiotiques de ces insectes.

Reçu pour publication en juillet 1976.

SUMMARY

QUALITATIVE AND QUANTITATIVE STUDY OF ALIMENTATION
OF *RHAGIUM INQUISITOR* LARVAE : CIRCADIAN RHYTHM OF FEEDING,
CONSUMPTION AND UTILIZATION OF FOOD

New technics reveal in *R. inquisitor* a circadian rhythm of feeding controled only by thermoperiodism. Several observations made on the consumption and utilization of food by the insect show the influence of thigmotactism, terpens, and energetic potential of food.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BURGERJON B., 1972. Étude des facteurs responsables du rythme nyctéméral de la prise alimentaire des chenilles de *Thaumtopoea pityocampa* SCHIFF et des conséquences sur la virose cytoplasmique. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **4**, 353-366.
- CHARARAS C., BERTON A., 1967. Recherches sur les constituants odorants et exhalaisons terpéniques de diverses essences et sur leur action à l'égard d'*Ips sexdentatus*. *C. R. Acad. Sc.* **264**, 1471-1474.
- CHARARAS C., ÉCHAUBARD M., DAVID J., 1973. Nutrition larvaire d'*Ergates faber* L. (*Coleop. Cerambycidae*) morphologie du tube digestif, transit intestinal et consommation journalière. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **98**, 563-576.

- DAVID J., 1967. Méthodes d'évaluation des besoins nutritionnels des insectes élevés sur milieux artificiels. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **21**, 26-54.
- DESCHAMPS P., 1954. Contribution à l'étude de la xylophagie. La nutrition des larves de coléoptères Cérambycides. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^e série, 449-533.
- KOVOOR J., 1967. Étude radiographique du transit intestinal chez un termite supérieur. *Experientia*, **23**, 820-821.
- LAFON, 1951. Quelques documents sur l'appétit et la consommation alimentaire chez les Insectes. *Ann. Nutr.*, **5**, 485-504.
- LEGAY J. M., 1953. Sur une méthode d'étude quantitative de la prise de nourriture chez le Ver à soie. *C. R. Acad. Sci. Paris D*, **236**, 326-328.
- LEGAY J. M., 1957. La prise de nourriture chez le Ver à soie. *Ann. I.N.R.A.*, sér. C (n° hors-série), 1-169.
- LEGAY J. M., 1958. Recent advances in silkworm nutrition. *Ann. Rev. Ent.*, **3**, 75-86.
- PESSON P., OZER M., 1968. Utilisation d'un actographe à détecteur électro-acoustique pour l'étude des insectes des grains. *Ann. Épiphyties*, **19**, 501-512.
- SENN S. H., BRADY E., 1973. Circadian rhythm of feeding by adult white fringed beetles *Graphognathus* spp. (Coléop. Curculionidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **66**, 719-732.
- SMITH D. S., 1959. Utilization of food plants by the migratory grass hopper, *melanoplus bilituratus* (Walker) (Orthoptera : Acrididae) with some observations on the nutritional value of the plants. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **52**, 674-680.
- SRIHARI T., 1970. Étude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* (Lép. Pieridae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6** (4), 1003-1014.
- VAN HERREWEGE C., 1971. Consommation alimentaire chez les mâles adultes de *Blatella germanica* (L.). Influence de l'âge, de la nourriture larvaire et du jeûne. *Arch. Sci. Physiol.*, **25**, 401-413.
- WALDBAUER G. P., 1962. The growth and reproduction of maxillectomized tobacco hornworms feeding on normally rejected non solanaceous plants. *Entomol. Exp. Appl.*, **5**, 147-158.
- WALDBAUER G. P., 1964 a. The consumption, digestion and utilization of solanaceous and nonsolanaceous plants by larvae of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (J. JOHAN) (Lepidoptera : Sphingidae). *Entomol. Exp. Appl.*, **7**, 253-269.
- WALDBAUER G. P., 1964 b. Quantitative relationships between the numbers of fecal pellets, fecal weights and weight of food eaten by tobacco hornworm, *Protoparce sexta*. *Entomol. Exp. Appl.*, **7**, 310-314.
- WALDBAUER G. P., 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.*, **5**, 229-288.
-

ÉTUDE DES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES
DES GLANDES SALIVAIRES ET DES INTESTINS
DE TROIS INSECTES PRÉDATEURS DE PUCERONS :
CHRYSOPA CARNEA STEPH.,
CHRYSOPA PERLA (NEVROPTÈRES, *CHRYSOPIDAE*)
ET *SEMIADALIA 11 NOTATA* SCH.
(COLÉOPTÈRES, *COCCINELLIDAE*)

A. FERRAN, F. BIGLER et J.-P. LYON
avec la collaboration technique de M.-M. LARROQUE et A.-M. LAVERGNE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

Une première étude des activités enzymatiques de l'appareil digestif (glandes salivaires, tube digestif) chez trois insectes prédateurs de pucerons (*C. carnea* STEPH., *C. perla* L. et *S. 11 notata* SCHN.) a été réalisée à l'aide d'une microméthode colorimétrique permettant de déceler 19 enzymes et de noter leur activité. Les zymogrammes des glandes salivaires sont assez voisins chez ces 3 espèces et demeurent identiques au cours du développement larvaire. Ils sont caractérisés par de fortes activités estérasiques et lipasiques. Chez *C. perla* L. et *S. 11 notata* SCHN., le spectre des activités enzymatiques intestinales reste constant pendant la vie larvaire et au stade imaginal. Les différences observées entre les larves âgées et les adultes de *C. carnea* paraissent liées à des spécialisations alimentaires dissemblables. Chez *C. carnea*, l'alimentation artificielle des larves (milieu de VANDERZANT) ne modifie pas sensiblement les diverses activités enzymatiques. La comparaison des zymogrammes en fonction de l'espèce met en évidence un certain nombre de différences dont la plus importante est l'absence d'activité de type trypsique dans l'intestin des différents stades larvaires et des adultes de la coccinelle *S. 11 notata* SCHN. Ce résultat est discuté en fonction des données bibliographiques et expérimentales sur deux autres espèces de coccinelles *C. 7 punctata* MUL., *R. cardinalis* MUL.).

INTRODUCTION

Lors de l'étude de l'alimentation artificielle d'un insecte, la connaissance de l'équipement enzymatique de son tube digestif (glandes salivaires et intestin) permet de choisir, avec plus de précision, les substances destinées à couvrir ses différents besoins métaboliques et qui entrent dans la composition de l'aliment artificiel de

remplacement. Pour cette raison, nous avons été conduits à déterminer les activités enzymatiques des glandes salivaires et du tube digestif de trois prédateurs aphidiophages : *C. carnea* STEPH., *C. perla* L. et *S. 11 notata* SCHN.

C. carnea peut être élevé sur milieu artificiel (VANDERZANT, 1969, 1973). *C. perla* présente, du fait de ses particularités biologiques (moindre cannibalisme, vie larvaire plus longue...), un intérêt en lutte biologique contre les pucerons des serres (LYON, 1973). En raison de ces observations, nous avons essayé de l'élever à l'aide de différents milieux artificiels : il paraît avoir des exigences alimentaires plus strictes que celles de l'espèce précédente (BIGLER, FERRAN, LYON, sous presse). La coccinelle *S. 11 notata* fait l'objet, à la station d'Antibes, d'études sur l'alimentation larvaire (FERRAN, 1975 *a* et *b*).

Alors que chez les Chrysopes, les enzymes du tube digestif n'ont pas encore été signalées, un auteur japonais a mis en évidence dans l'intestin de différentes espèces de coccinelles des activités enzymatiques liées à une amylase, à une invertase, à une maltase, à une tréhalase et des activités lipasiques et protéasiques (SAKURAI, 1968).

I. — MATÉRIEL, ET MÉTHODES

I. 1. — Principe de la méthode

Les activités enzymatiques ont été mises en évidence à l'aide de la microméthode Apizym, décrite par MONGET (1975). Le dispositif est constitué de 20 cupules portées par une plaquette, chacune d'elles contenant le substrat tamponné correspondant à l'activité recherchée, exception faite de la première cupule qui est utilisée comme témoin. Cette technique permet ainsi de déceler rapidement et simultanément 19 activités enzymatiques différentes dans un même extrait biologique (tabl. 1).

TABLÉAU I

Liste des enzymes qui peuvent être mises en évidence à l'aide d'une seule plaquette Apizym. Dans ce tableau figurent également le substrat de chaque enzyme et le pH correspondant

Numéro de la cupule	Enzymes	Substrats	pH de la cupule
1	Témoin	—	7
2	Phosphatase alcaline	2-naphtyl phosphate	8,5
3	Estérase (C ⁴)	2-naphtyl butyrate	7,1
4	Estérase (C ⁸)	2-naphtyl caprylate	7,1
5	Estérase (C ¹⁴)	2-naphtyl myristate	7,1
6	Leucine amino-peptidase	L-leucyl-2-naphtylamide	7,5
7	Valine amino-peptidase	L-valyl-2-naphtylamide	7,5
8	Cystine amino-peptidase	L-cystyl-2-naphtylamide	7,5
9	Trypsine	N-benzoyl-DL-arginine-2-naphtylamide	8,5
10	Chymotrypsine	N-benzoyl-DL-phényl alanine-2-naphtylamide	7,1
11	Phosphatase acide	2-naphtyl phosphate	5,4
12	Phosphamidase	Naphtol-AS-biphosphodiamide	5,4
13	α -galactosidase	6-br.-2-naphtyl- α D-galactopyranoside	5,4
14	β -galactosidase	2-naphtyl- β D-galactopyranoside	5,4
15	β -glucuronidase	Naphtol-AS-Bi- β D-glucuronic acide	5,4
16	α -glucosidase	2-naphtol- α D-glucopyranoside	5,4
17	β -glucosidase	6-br.-2-naphtyl- β D-glucopyranoside	5,4
18	N-acétyl- β D-glucosaminidase	1-naphtyl-N-acétyl- β D-glucosaminide	5,4
19	α -mannosidase	6-br.-2-naphtyl- α D-mannopyranoside	5,4
20	α -fucosidase	2-naphtyl- α L-fucopyranoside	5,4

Les tissus à tester sont broyés à 0°C dans 2 ml d'eau distillée puis deux gouttes de cet homogénat sont disposées dans chaque cupule. Les plaquettes sont mises à incuber à 37°C. La révélation de l'activité enzymatique correspondant à chaque cupule se fait par addition dans chacune d'entre elles de deux gouttes d'une solution chromogène et par passage sous un éclaircissement intense. Les colorations obtenues sont proportionnelles aux activités enzymatiques correspondantes dont l'intensité est évaluée semi-quantitativement suivant une notation de 0 à 5. La valeur 0 correspond à une intensité nulle semblable au témoin (cupule n° 1), la valeur 5 à une activité maximale.

1. 2. — Protocole

La mise en évidence des activités enzymatiques liées aux glandes salivaires a été réalisée uniquement chez les adultes et les larves de dernier stade de *C. carnea* STEPH., *C. perla* L. et *A. II notata* SCHN. Pour chaque stade, la solution aqueuse initiale contient 50 paires de glandes salivaires. Le temps d'incubation à 37° est de 20 heures.

L'étude des activités enzymatiques intestinales a été faite pour chaque stade (larvaires et imaginal) des trois espèces précédentes. En outre, nous avons comparé, chez *C. carnea* STEPH., les activités enzymatiques d'intestins de larves âgées élevées avec deux types d'alimentation : pucerons ou milieu artificiel (VANDERZANT, 1969-1973).

Afin de pouvoir comparer les activités enzymatiques intestinales des différents stades larvaires des espèces considérées, nous avons broyé dans les 2 ml d'eau distillée, un nombre d'intestins tel que le poids frais des larves dont ils proviennent soit sensiblement constant (environ 25 mg). Chez les adultes nous avons broyé systématiquement 2 intestins dans ce même volume d'eau.

Avant le broyage, les intestins entiers sont débarrassés des tubes de Malpighi, du tissu adipeux et des trachées qui les entourent. Pour les intestins la durée de l'incubation à 37°C a été de 9 heures.

Les larves et les adultes utilisés dans ce travail ont été nourris à l'aide d'un mélange de 2 espèces aphidiennes (*Aphis fabae* SCOP. et *Myzus persicae* SULZ.) et ont été élevées dans les conditions suivantes : température 20°C (± 1) ; humidité relative 60 à 70 p. 100 ; photopériode comportant 16 heures d'éclaircissement.

Les larves ont été disséquées systématiquement 2 jours après la mue correspondante et les adultes, environ 15 jours après l'émergence.

Les résultats correspondent aux moyennes arrondies à l'unité de 3 répétitions pour les espèces de Chrysopes et de 5 répétitions pour la coccinelle *A. II notata* SCHN.

II. — RÉSULTATS

2. 1. — Les activités enzymatiques dans les glandes salivaires (tabl. 2)

Les zymogrammes des glandes salivaires sont assez voisins. Les phosphatases (alcaline et acide) sont très abondantes ce qui semble très général chez les insectes (WIGGLESWORTH, 1965). Les glandes salivaires de ces trois prédateurs sont caractérisées par des activités estérasiques et lipasiques importantes. Par contre leur équipement protéolytique est faible : exception faite de la leucine amino-peptidase (n° 6), les autres enzymes testés présentent des activités très faibles ou nulles. Des activités lipasiques et protéasiques avaient déjà été mises en évidence dans les glandes salivaires d'insectes carnivores par BAPTIST en 1941.

Les enzymes participant à la digestion des glucides d'origine alimentaire sont tous présents mais leur activité demeure à un niveau relativement faible, exception faite par la β -galactosidase (n° 14) et la N-acétyl- β D-glucosaminidase (n° 18). Les enzymes des glandes salivaires ont été particulièrement étudiés chez les insectes phytophages, notamment chez les punaises. Selon l'espèce considérée, les enzymes

suivants ont été signalés : les α et β -glucosidases, les α et β -galactosidase, une amylase, des amino-peptidases, des estérases, des lipases et des protéinases (TANAKA et HORI, 1974 ; HORI, 1970 ; KHAN et FORD, 1967 ; RASTOGI, 1962 ; KUMAR, 1970).

TABLEAU 2

Les zymogrammes des glandes salivaires des larves de dernier stade et des adultes de C. carnea steph., C. perla L. et A. 11 notata schh.

Enzymes testés	<i>C. carnea</i>		<i>C. perla</i>		<i>A. 11 notata</i>	
	Adulte	Larve	Adulte	Larve	Adulte	Larve
1. Témoin.....	0	0	0	0	0	0
2. Phosphatase alcaline	5	4	5	5	5	5
3. Estérase (C ⁴).....	3	3	3	4	4	4
4. Estérase (C ⁵)	5	5	4	4	5	5
5. Lipase	5	5	4	3	5	5
6. Leucine amino-peptidase ..	4	5	2	5	4	5
7. Valine amino-peptidase ...	1	1	0	1	0	0
8. Cystine amino-peptidase ..	1	1	0	1	0	0
9. Trypsine	0	0	0	0	0	0
10. Chymotrypsine	0	0	0	0	0	0
11. Phosphatase acide	5	5	5	5	5	5
12. Phosphamidase	5	3	5	5	3	3
13. α -galactosidase	3	2	2	3	3	3
14. β -galactosidase	5	3	5	3	3	3
15. β -glucuronidase.....	2	0	2	2	2	1
16. α -glucosidase	2	2	3	3	2	1
17. β -glucosidase	1	3	2	2	2	4
18. N-acétyl- β D-glucosamini- dase	4	3	3	3	5	5
19. α -mannosidase	1	0	0	0	2	1
20. α -fucosidase.....	1	0	2	0	2	1

2. 2. — Les activités enzymatiques dans les intestins (tabl. 3)

Chez *C. perla* L. et *A. 11 notata* SCHN. qui sont prédateurs de pucerons aux stades larvaires et imaginal, le spectre des activités enzymatiques est sensiblement identique au cours du développement. Pour *C. carnea* STEPH., l'activité de type tryptique (n° 9) et l'activité liée à la N-acétyl- β D-glucosaminidase (n° 18) paraissent plus importantes chez les larves que chez les adultes. Cette différence, qui est spécifique, peut-être rapprochée des mœurs alimentaires de ces 2 stades, les adultes consommant du pollen et des substances sécrétées, les larves vivant aux dépens des pucerons et occasionnellement d'autres insectes (œufs et chenilles de lépidoptères en particulier).

Bien qu'il soit admis généralement que la production des enzymes puisse dépendre du type de nourriture ingéré par l'insecte et de sa flore intestinale (HORI, 1970 ; TAKANOVA et HORI, 1974 ; HOUSE, 1965 ; DADD, 1970), les zymogrammes obtenus chez *C. carnea*, à partir de larves nourries à l'aide de pucerons et de larves alimentées artificiellement pendant une génération ne sont pas sensiblement différents.

Les zymogrammes obtenus chez ces trois prédateurs présentent un certain nom-

TABLEAU 3

Les enzymes du tube digestif de C. carnea steph., C. perla L. et A. 11 notata L.

Enzymes étudiés	<i>Chrysopa carnea</i> STEPH.					<i>Chrysopa perla</i> L.					<i>Adonia 11 notata</i> SCHN.					
	Fem.	Mâle	L ₃	L ₂	L ₁	Fem.	Mâle	L ₃	L ₂	L ₁	Fem.	Mâle	L ₄	L ₃	L ₂	L ₁
1. Témoin	0	0	0 (0)*	0 (0)*	0 (0)*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2. Phosphatase alcaline	5	5	5 (5)	5 (5)	5 (5)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
3. Estérase (C ₄)	5	4	4 (3)	5 (4)	4 (3)	5	5	5	5	5	5	5	4	5	4	4
4. Estérase (C ₈)	5	4	5 (3)	5 (3)	4 (4)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5
5. Lipase (C ₁₄)	2	2	1 (1)	2 (2)	2 (1)	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2
6. Leucine amino-peptidase ...	5	5	5 (5)	5 (4)	5 (5)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
7. Valine amino-peptidase	3	3	3 (4)	4 (5)	4 (3)	5	5	5	5	5	2	2	1	2	2	2
8. Cystine amino-peptidase	2	2	3 (4)	3 (5)	3 (2)	4	3	3	3	2	1	0	0	1	2	2
9. Trypsine	2	3	4 (5)	5 (4)	5 (5)	4	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0
10. Chymotrypsine	2	2	2 (2)	3 (2)	1 (1)	2	2	3	2	2	2	2	2	2	0	2
11. Phosphatase acide	5	5	5 (5)	5 (5)	5 (4)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
12. Phosphamidase	5	5	5 (5)	5 (5)	5 (4)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
13. α -galactosidase	3	3	3 (4)	4 (3)	3 (3)	4	4	3	4	3	3	3	4	3	3	4
14. β -galactosidase	5	5	5 (5)	5 (5)	5 (5)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5
15. β -glucuronidase	2	1	0 (2)	2 (2)	2 (1)	4	3	4	4	3	2	3	2	2	1	2
16. α -glucosidase	5	5	4 (5)	4 (5)	5 (5)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5
17. β -glucosidase	4	3	4 (4)	5 (5)	5 (5)	5	4	5	5	5	4	5	5	5	5	5
18. N-acétyl- β D-glucosamini- dase	2	2	5 (3)	5 (5)	5 (4)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
19. α -mannosidase	3	4	3 (1)	3 (3)	3 (0)	5	3	3	3	3	3	3	5	3	3	3
20. α -fucosidase	1	2	1 (1)	1 (2)	1 (0)	2	1	3	4	1	2	2	3	2	1	2

* Les chiffres entre parenthèses correspondent aux activités enzymatiques mises en évidence dans l'intestin de larves élevées jusqu'au stade correspondant à l'aide du milieu artificiel de VANDERZANT.

bre d'analogies. Les phosphatases (n° 2 et 11) sont abondantes. Ces enzymes sont fréquemment signalées dans l'intestin des insectes (PLANTEVIN, 1972 ; VANKOVA et HORSKA, 1975). Les deux activités estérasiqes étudiées (n° 3 et 4) sont également fortes. Par contre l'activité lipasique (n° 5) existe mais demeure très faible. Il semblerait donc que l'hydrolyse des lipides contenant des acides gras à longue chaîne carbonée s'effectue essentiellement à l'aide des sécrétions enzymatiques des glandes salivaires. Les lipases ont souvent été mises en évidence chez les insectes mais leur activité paraît très variable (PLANTEVIN, 1972).

Chez ces 3 prédateurs, les activités enzymatiques liées à la digestion des sucres sont très diversifiées et d'un niveau généralement élevé. L'abondance des α et β -galactosidases (n° 13 et 14), des α et β -glucosidases (n° 16 et 17) permet à ces prédateurs d'hydrolyser un grand nombre de sucres complexes.

La répartition des activités protéolytiques paraît par contre, plus hétérogène. Alors que la leucine amino-peptidase (n° 6) est abondante dans l'intestin de ces 3 espèces, la valine amino-peptidase (n° 7) est plus active chez les chrysopes particulièrement chez *C. perla* L. que chez la coccinelle *A. 11 notata* SCHN. quel que soit le stade larvaire.

En utilisant une méthode générale de dosage des activités protéolytiques (méthode de KUNITZ, 1947 modifiée), SAKURAI (1958) suppose l'existence d'une activité de type trypsique dans l'intestin de différentes coccinelles, *Coccinella septempunctata* MUL. et *Rodalia cardinalis* MUL. notamment. Cette activité se manifeste à des pH compris entre pH 5 et pH 8, le maximum se trouvant entre pH 5 et pH 7.

En appliquant la technique MONGER (1975) à ces deux coccinelles, nous avons obtenu des zymogrammes identiques à ceux établis pour *A. 11 notata* SCHN. : présence de différentes amino-peptidases et de chymotrypsine absence d'activité de type trypsique (tabl. 4).

Les résultats de cet auteur et les nôtres sont complémentaires. Dans la zone de pH considérée (pH 5 à 8), trois types d'enzymes qu'il n'a pu distinguer à l'aide de sa méthode générale de dosage, peuvent être responsables de l'activité protéolytique globale : les amino-peptidases en milieu légèrement acide et neutre, la trypsine et la chymotrypsine en milieu basique (pH optimum aux environs de pH 8).

L'absence d'activité de type trypsique mise en évidence à l'aide d'un substrat spécifique (N-benzoyl-DL-arginine-2(naphtylamide) permet de supposer que le maximum d'activité observé par cet auteur à pH 5-7 serait dû à des amino-peptidases tandis que la chymotrypsine serait à l'origine de l'activité résiduelle dans la zone de pH supérieure à 7.

En outre, la présence d'enzymes à activité trypsique chez les chrysopes, leur absence chez les coccinelles, démontrées à l'aide d'un même substrat et dans des conditions d'élevage identiques, nous amènent à penser que l'équipement intestinal en protéinases de ces deux groupes d'insectes est qualitativement ou quantitativement différent. Nous envisageons de vérifier ces hypothèses à l'aide de nouveaux substrats spécifiques de l'activité trypsique tels que, par exemple, le T.A.M.E. (A.N.P.-tosyl-L-arginine-méthyl-ester) et le B.A.E. (N-benzoyl-L-arginine-éthyl-ester).

La modification du pH de la cupule correspondant à la trypsine (n° 9) par le broyage des intestins de coccinelles dans des solutions d'acidité croissante (pH 8 à 2,3) ne change pas notre observation. L'acidification se traduit par une décoloration progressive des autres cupules de la plaque.

TABLEAU 4

Les activités enzymatiques dans les intestins des larves âgées et des adultes de C. septempunctata mul. et de R. cardinalis mul.

Enzymes testés	<i>C. septempunctata</i>		<i>R. cardinalis</i>	
	Adultes	Larves (L ₄)	Adultes	Larves (L ₄)
1. Témoin	0	0	0	0
2. Phosphatase alcaline	4	5	2	2
3. Estérase (C ₄)	4	4	3	4
4. Estérase (C ₈)	5	5	5	5
5. Lipase	2	2	1	0
6. Leucine amino-peptidase	5	5	5	5
7. Valine amino-peptidase	3	5	1	1
8. Cystine amino-peptidase	3	5	1	1
9. Trypsine	0	0	0	0
10. Chymotrypsine	2	1	1	1
11. Phosphatase acide	5	5	5	5
12. Phosphamidase	5	5	5	5
13. α -galactosidase	4	5	2	5
14. β -galactosidase	5	5	3	4
15. β -glucuronidase	5	5	4	4
16. α -glucosidase	4	5	5	3
17. β -glucosidase	5	5	3	4
18. N-acétyl- β D-glucosaminidase	5	5	5	5
19. α -mannosidase	5	5	3	3
20. α -fucosidase	4	2	2	2

III. — CONCLUSIONS

L'utilisation d'une microméthode colorimétrique de dosage des activités enzymatiques nous a permis de déceler dans les glandes salivaires et l'intestin des différents stades (larvaires et imaginal) de 3 prédateurs aphidiphages (*C. carnea* STEPH., *C. perla* L. et *A. 11 notata* SCHN.), la présence ou l'absence de 19 enzymes différents qui participent à la digestion des sucres, des lipides et des substances azotées.

Pour *C. septempunctata*, nous avons broyé 2 intestins d'adultes ou de larves âgées dans 2 ml d'eau distillée, pour *R. cardinalis*, nous avons broyé, dans le même volume d'eau, 6 intestins d'adultes et deux intestins de larves de dernier stade. Les valeurs portées dans le tableau ci-dessus correspondent à la moyenne 5 répétitions par stade.

Chez *C. perla* L. et *A. 11 notata* SCHN., les zymogrammes obtenus à partir des glandes salivaires d'une part et des intestins d'autre part sont pratiquement identiques, cette similitude résultant probablement du fait que le régime alimentaire est le même pendant la croissance larvaire et la vie imaginale. Chez *C. carnea* STEPH., les intestins des larves, qui se nourrissent de pucerons, présentent une activité tryptique plus importante que les intestins des adultes qui consomment habituellement des substances sucrées et du pollen.

Les glandes salivaires contiennent des phosphatases (alcaline et acide), des estérases, une lipase, ces enzymes présentant de fortes activités des amino-peptidases, des galactosidases (α et β), des glucosidases (α et β), une β -glucuronidase et une N-acétyl- β D-glucosaminidase.

Dans les intestins, on trouve les deux phosphatases, des estérases, une lipase dont l'activité est généralement faible, une activité tryptique chez les chrysopes seulement, des traces de chymotrypsine, de la phosphamidase, des galactosidases (α et β), de la glucuronidase, des glucosidases (α et β), de la N-acétyl- β D-glucosaminidase de l' α -mannosidase et de l' α -fucosidase.

L'équipement protéolytique des intestins varie suivant l'espèce considérée. Tandis que les amino-peptidases et la chymotrypsine sont communes à ces 3 prédateurs, l'activité tryptique qui existe dans l'intestin des chrysopes (*C. carnea* STEPH. et *C. perla* L.), est absente au niveau du tube digestif de 3 coccinelles aphidiphages (*A. II notata* SCHN., *C. septempunctata* MUL., *R. cardinalis* MUL.).

La richesse de cet organe en carbohydrases et leur niveau d'activité élevé est une caractéristique de ces prédateurs aphidiphages.

La présence de certains enzymes tels que la phosphamidase, la β -glucuronidase, la N-acétyl- β D-glucosaminidase, l' α -mannosidase et l' α -fucosidase n'avait pas encore été signalée chez les insectes.

D'un point de vue alimentaire, l'absence d'activité tryptique dans l'intestin des coccinelles, la faible activité chymotrypsique et l'importance relative des amino-peptidases permettent de supposer que ces prédateurs utilisent préférentiellement des petits peptides et des acides aminés libres. D'autre part l'abondance des carbohydrases laisse penser que les sucres jouent un rôle non négligeable dans l'alimentation larvaire et imaginaire de ces insectes.

Reçu pour publication en juillet 1976.

SUMMARY

ENZYMATIC ACTIVITIES OF SALIVARY GLANDS

AND GUTS OF THREE APHIDOPHAGOUS INSECTS : *CHRYSOPA CARNEA* STEPH.,
C. PERLA L. (NEUROPTERES, CHRYSOPIDAE)

AND *SEMIADALIA II NOTATA* SCHN. (COLEOPTERES, COCCINELLIDAE)

A first study of enzymatic activities of salivary glands and of the alimentary canal of three aphidophagous insects (*Chrysopa carnea* STEPH., *C. perla* L. and *Semiadalia II notata* SCHN.), using a micro-colorimetric method, is discussed. This method shows evidence of 19 enzymes and allows us to measure their own activity.

The results are rather similar for the salivary glands of the three species and remain identical during the larval development. They are characterized by strong esterase and lipase activities.

Concerning the enzymatic activities of the alimentary canal of *C. perla* and *S. II notata* there is no important difference between adults and larvae. The differences between larvae (13) and adults of *C. carnea* seem related to a different type of feeding behaviour.

The artificial rearing (VANDERZANT's diet) of *C. carnea* larvae has practically no influence on these enzymatic activities.

The comparison of the results for the three species shows some differences, the most important of which is the lack of tryptic activity in the gut of larvae and adults of *S. II notata*. This point is discussed regarding bibliographical and experimental data concerning two other species of ladybirds (*C. 7 punctata* and *R. cardinalis*).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAPTIST B. A., 1941. The morphology and physiology of the salivary gland of *Hemiptera-Heteroptera*. *Quart. J. microsc. Sci.*, **83**, 91-139.
- BIGLER F., FERRAN A., LYON J. P. 1976. L'élevage larvaire de deux prédateurs aphidiphages (*Chrysopa carnea* STEPH., *Chrysopa perla* L.) à l'aide de différents milieux artificiels. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **5**, 551-558.
- DADD R. H., 1970. Digestion in insect. In *Chemical Zoology* (Edited by Florkin M. et Scheer B. T.), Academic Press., London, vol. 5, p. 117-145.
- FERRAN A., LAFORGE J.-P., 1975. L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage *Adonia 11 notata* SCHN. (Col. *Coccinellidae*). I. Étude préliminaire sur le rôle d'une fraction azotée complexe et d'un mélange d'acides aminés. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **7**, 1-12.
- FERRAN A., LAFORGE J.-P., 1975. L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage *Adonia 11 notata* SCHN. (Col. *Coccinellidae*). II. Étude préliminaire sur le rôle d'une fraction azotée complexe et d'un mélange d'acides aminés. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **7**, 311-319.
- HORI K., 1970. Some properties of protease in the gut and in the salivary gland of *Lygus disponi* Linnavuori (*Hemiptera, Miridae*). *Res. Bull. Obihiro Univ.*, **6**, 318-324.
- HOUSE H. L., 1965. Digestion. In *The Physiology of Insecta* (Edited by Rockstein M.), Academic Press, New York, 815-862.
- KHAN M. R., FORD J.-B., 1967. The distribution and localisation of digestive enzymes in the alimentary canal and salivary glands of the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus*. *J. Insect. Physiol.*, **13**, 1619-1628.
- KUMAR R., 1970. Occurrence of proteases in the salivary glands of the cacao capsids (*Heteroptera: Miridae*). *J. New York Entomol. Soc.*, **78**, 198-200.
- KUNITZ M., 1947. Crystalline Soybean trypsin inhibitor. II General properties. *J. Gen. Physiol.*, **30**, 291-310.
- LYON J.-P., 1973. Utilisation des entomophages pour la limitation des populations aphidiennes en serre. *Bull. OILB/SROP*, **4**, 47-49.
- MONGET D., 1975. Différences d'activités enzymatiques entre deux lignées cellulaires d'insectes : *Anthe-raea eucalypti* et *Malacosoma dissidia* (*Lepidoptera*). *C. R. Acad. Sci.*, **281**, série D, 651-654.
- PLANTEVIN G., NARDON P., 1972. Utilisation d'une microméthode de détection (Auxotab) pour la recherche qualitative d'activités enzymatiques dans les tissus d'insectes. Tubes digestifs. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **4** (2), 229-248.
- RASTOGI S. C., 1962. On the salivary enzymes of some phytophagous and predaceous *Heteroptera*. *Sci. Cult.*, **28**, 478-480.
- SAKURAI H., 1968. Physiological studies on the digestion of Coccinellid beetles (Col. : *Coccinellidae*) with special reference to their food habits. *Appl. Ent. Zool.*, **3** (3), 130-138.
- TANAKA T., HORI K., 1974. Digestive enzymes in the salivary gland and midgut of the bug *Steno-totus binotatus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **47 A**, 521-528.
- VANDERZANT E. S., 1969. An artificial diet for larvae and adults of *C. carnea* an insect predator of crop pest. *J. Econ. Entomol.*, **62**, 256-257.
- VANDERZANT E. S., 1973. Improvements in the rearing diet for *C. carnea* and the amino acid requirements for growth. *J. Econ. Entomol.*, **86** (1), 336-337.
- VANKOVA J., HORSKA K., 1975. The activity of gut phosphatases in some insect species and the effect of gut homogenates on the exotoxin of *Bacillus thuringiensis* *in vitro*. *Acta entomol. Bohemoslov.*, **72**, 7-12.
- WIGGLESWORTH V. B., 1965. *The principles of insect physiology*. Methuen and Co, London and Dutton E. P., New York, 741 p.

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DE *PISSODES VALIDIROSTRIS* GYLL (COLÉOPTÈRE, CURCULIONIDAE) EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU

A. ROQUES*

Station de Zoologie et de Biocénétique forestières, I. N. R. A.,
Domaine de la Minière, Guyancourt,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Pissodes validirostris GYLL. est un ravageur important des cônes de *Pinus sylvestris* L. en forêt de Fontainebleau. La période d'attaque de *Pissodes* est en coïncidence phénologique étroite avec le développement des cônes ; elle se situe durant la deuxième année de développement des cônes, lorsque leur teneur en eau est maximale. La ponte, signalée par une encoche caractéristique, se situe en face externe, et pour 70 p. 100 des œufs, dans la partie médiane des cônes. La durée du développement embryonnaire, comme celle du développement larvaire est fonction de la date de ponte. Nous avons mis en évidence que les larves de *Pissodes* passent par quatre stades larvaires. Le trajet de la larve dans le cône varie très peu, elle passe de la couche superficielle du cône au rachis en décrivant une hélice grossière, et en consommant cônes et graines sur son passage ; l'impact le plus important sur la dissémination des graines, d'ordre indirect est dû à l'expansion de résine consécutive à la blessure du cône, qui colle les bractées entre elles. Soixante-huit pour cent des cônes attaqués par les larves de *Pissodes* ne libèrent aucune graine. La majorité des adultes émerge en automne de l'année d'attaque. Cependant quelques individus peuvent émerger en mars-avril (1,5 p. 100) ou juillet (3 à 10 p. 100) de l'année suivante.

I. — INTRODUCTION

Pissodes validirostris GYLL. est connu de longue date comme ravageur des cônes en Europe septentrionale et centrale : U.R.S.S. (OZOLS, 1958), Pologne (KROL et MICHALSKI, 1961), Finlande (HEDQUIST, 1974), Hongrie (GYORFI, 1962), Allemagne (HEDWIG, 1959), ainsi qu'en Europe méridionale (Espagne, ZARCO, 1949) et orientale

* Adresse actuelle : Station de Zoologie et de Biocénétique forestières, I.N.R.A., Centre de Recherches forestières d'Orléans, Ardon, 45160 Olivet.

(Turquie, CANAKCIOGLU, 1968). Sa présence a été confirmée en France en 1970, à partir d'exemplaires émergeant de cônes de Pin sylvestre à Fontainebleau, démontrant ainsi que l'espèce est répartie dans toute l'Europe. Ce retard dans la connaissance de la distribution de *P. validirostris* peut être expliqué par sa très forte ressemblance avec *P. notatus* F., qui a pu induire en erreur certains auteurs ; c'est seulement très récemment (DE VIEDMA, 1973) que des caractères précis de différenciation externe de ces deux espèces ont pu être mis au point. Ainsi HOFFMANN (1954), dans sa Faune de France des *Curculionidae*, ne signale que cinq espèces de *Pissodes*, toutes inféodées aux branches de conifères malades (*P. notatus* F., *P. piceae* IL., *P. pini* L., *P. harcyniae* HBST., *P. piniphilus* HBST.) et ne mentionne pas *P. validirostris* ; notons cependant que BARBEY postule dès 1925, dans son traité d'Entomologie forestière, l'existence de *P. validirostris* dans les cônes de Pin sylvestre en France.

A la différence des autres espèces, *P. validirostris* ne colonise que les cônes mais ses plantes-hôtes sont assez variées : *P. silvestris* et *P. contorta* DOUGL. var. *latifolia* en Pologne (KROL et MICHALSKI, 1961), *P. pinea* en Espagne (ZARCO, 1949) ainsi que *Pseudotsuga menziesii* FRANCO en Allemagne (HEDWIG, 1959).

II. — TECHNIQUES D'ÉTUDE

Ce travail a été réalisé en majeure partie dans une parcelle dite du Polygone de la forêt de Fontainebleau. Le ramassage hebdomadaire sur trois années consécutives de 50 cônes attaqués par *Pissodes* sur 5 arbres pris au hasard, et leur ouverture immédiate au laboratoire, a permis l'étude de la morphologie des stades larvaires, ainsi que celle du trajet des larves dans le cône, en fonction du temps.

La chronologie du développement larvaire a ensuite été précisée à l'aide de « cônes-pièges » et de la mise en place d'un élevage sur milieu semi-synthétique. Nous avons ensaché, à l'aide de bonnettes en gaze, 200 cônes au printemps, avant l'attaque des *Pissodes*. En retirant ces bonnettes pendant des périodes de temps définies, différentes pour chaque groupe de 10 bonnettes, nous avons obtenu des pontes à des périodes précises.

D'autre part, des adultes capturés dans la nature ont été rapportés au laboratoire et placés sous bâche grillagée à l'extérieur. Nous les avons élevés tout d'abord sur des branches de pin, puis nous leur avons présenté des cônes régulièrement, à partir du début mai ; des pontes exactement datées ont été obtenues de la sorte, ce qui a permis, en ouvrant des cônes à intervalles donnés, de suivre de manière très précise le développement larvaire en fonction de la date de ponte.

L'utilisation ultérieure d'un milieu d'élevage ⁽¹⁾, adapté de celui réalisé par POITOUT (1970) pour les chenilles de *Noctuidae*, pour des larves prélevées dans des cônes récoltés dans la nature, ou bien dans des cônes d'élevage, a permis de déterminer le nombre de stades larvaires, et la durée de chacun d'eux ; mais ce milieu n'est cependant pas entièrement satisfaisant ; les seules larves que nous sommes arrivés à élever correctement sont celles qui ont été mises en élevage au troisième et quatrième stades larvaires (3 p. 100 des larves mises en élevage au premier stade sont arrivées à maturité, 10 p. 100 du deuxième, 80 p. 100 du troisième, 97 p. 100 du quatrième). L'hydratation du milieu semble particulièrement en cause (milieu trop sec et impénétrable) mais le traumatisme subi par les larves lors de leur transport du cône sur le milieu joue également un rôle majeur dans la mortalité des très jeunes larves, et peut être plus important que le manque d'hydratation (des larves de premier stade issues d'œufs placés sur le même milieu ont pu se développer normalement).

La mise en éclosiers individuels, sous abri, près du laboratoire, de 25 cônes attaqués par semaine, a permis de préciser les dates où les adultes sortent des cônes.

Enfin, l'utilisation de pièges d'émergence (ou « photoélecteurs ») identiques à ceux employés par FUNKE (1971) et placés sous cinq arbres de la Parcelle du Polygone, a précisé les dates auxquelles les imagos sortent de la litière après libération.

⁽¹⁾ Eau : 200 cc ; Agar : 10 g ; poudre de cône : 22 g ; levure de bière : 11 g ; nipagine : 1 g ; acide benzoïque : 1 g ; semoule de maïs : 22 g ; germe de blé : 44 g ; acide ascorbique : 0,6 g.

III. — OBSERVATIONS SUR L'OWIPOSITION

Les premiers adultes sortent de leurs abris d'hivernation (fissures de l'écorce de la base du tronc, litière) à partir de fin mars comme l'indiquent les captures aux pièges d'émergence. Cette sortie coïncide avec l'émergence des rares individus ayant hiverné à l'état imaginal dans les cônes. ROMANYK et BACHILLER (1965) signalent cependant que les premiers Pissodes ne sont observables en Espagne sur *Pinus pinea* qu'au début mai, exceptionnellement en avril si la température est élevée. Les Pissodes migrent alors vers les jeunes rameaux sur les branches terminales et ils s'en nourrissent à peu près immédiatement. C'est seulement début mai que l'on peut les observer sur les cônes de fin de première année. Mais les Pissodes, à cette période, n'utilisent encore le cône que comme nourriture et de nombreuses piqûres de nutrition sont visibles sur les cônes.

3. I. — Coïncidence entre nutrition, oviposition et développement du cône

Les piqûres de nutrition commencent au moment où les cônes de fin de première année entrent dans leur phase d'élongation, caractérisée par une augmentation brusque de la teneur en eau (cônes verts et gorgés d'eau), et par une concentration maxi-

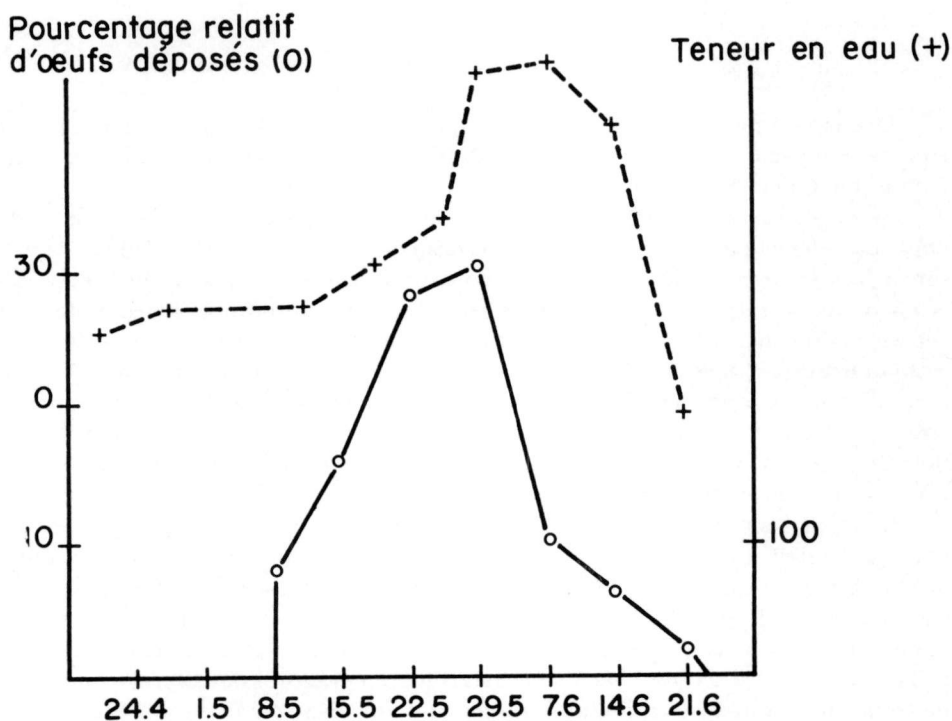


FIG. 1. — Relation entre l'évolution de la teneur en eau des cônes de 1^{re} année et la ponte des Pissodes

mun en substances nutritives. *Pissodes* n'attaque jamais les cônes avant le début de cette phase, bien qu'il soit présent sur l'arbre (il se nourrit sur les rameaux des branches terminales). Ce changement qualitatif de nourriture doit avoir une influence sur la maturation ovarienne. Les premiers accouplements s'effectuent aussitôt après, vers le 10 mai, et les premiers œufs sont déposés (le 15 mai en 1973, le 10 mai en 1974).

Le pourcentage relatif d'œufs déposés croît ensuite en suivant exactement l'augmentation de la teneur en eau, pour décroître avec elle (fig. 1). L'oviposition est maximale du 22 mai au 29 mai alors que la teneur en eau l'est du 31 mai au 7 juin. BACHILLER (1966) signale que le dépôt des œufs s'effectue en Espagne sur *Pinus pinea* du 30 avril au 16 mai avec un maximum du 15 mai au 2 juin. Cette étroite coïncidence phénologique peut être reliée aux facilités de pénétration mécanique offertes à la larve du premier stade (mandibules très molles) par le cône vert et gorgé d'eau alors qu'après la lignification, cette même larve ne pourrait (faute des moyens nécessaires) s'enfoncer dans le cône.

La coïncidence entre ponte et élongation permet ainsi à toutes les larves d'accéder au moins au deuxième stade, plus robuste, avant la lignification du cône : les derniers œufs, pondus vers le 18 juin, donnent des larves du deuxième stade du 3 juillet au 10 juillet, alors que la lignification n'est totale que vers le 3 juillet.

CARLE (1973) signale également que les pontes de *Pissodes notatus* F. sur pin maritime sont liées à l'état d'hydratation et à la teneur en composés résiniques des tissus libériens.

3. 2. — Dépôt et répartition des œufs dans le cône

Les œufs sont ovalaires, jaune-orange pâle et brunissent au fur et à mesure de leur développement. Ils sont de forme elliptique et de dimensions comprises entre 0,76 et 0,90 mm de longueur, 0,56 et 0,88 mm de largeur.

Le dépôt des œufs s'effectue toujours de la même manière, et les piqûres de ponte de la femelle se distinguent aisément des piqûres de nutrition : l'œuf est déposé sur la face externe du cône et dans la plupart des cas sur la partie supérieure des écussons, au-dessus de l'ombilic. La femelle creuse à cet endroit une cavité, en tassant les tissus du cône. Elle y dépose son œuf ; une exsudation de résine consécutive à cette « intrusion », mêlée à des déjections de la femelle recouvre ensuite complètement l'œuf d'un amas brun rougeâtre. Un croissant plus pâle, de déshydratation, apparaît entre l'ombilic et l'amas résineux. Ce dégât se distingue aisément de la piqûre de nutrition, qui est située à n'importe quelle place de l'écusson et qui laisse une excavation ouverte entourée d'un cercle plus pâle.

La répartition des œufs ne s'effectue pas non plus au hasard sur les cônes. La figure 2, réalisée à partir de l'étude de la répartition de 586 œufs sur le cône montre que 70 p. 100 de ceux-ci sont localisés au tiers inférieur du cône. Une première explication très simple paraît ne pas correspondre à la réalité. En effet, la plupart des graines fertiles sont localisées justement à ce 1/3 inférieur du cône ; il serait ainsi plus facile à la larve d'y accéder. Mais nous avons mis en évidence que la larve emprunte un trajet très compliqué, remontant presque toujours jusqu'à l'apex pour redescendre ensuite vers la graine ; l'hypothèse précédente ne semble donc pas valable.

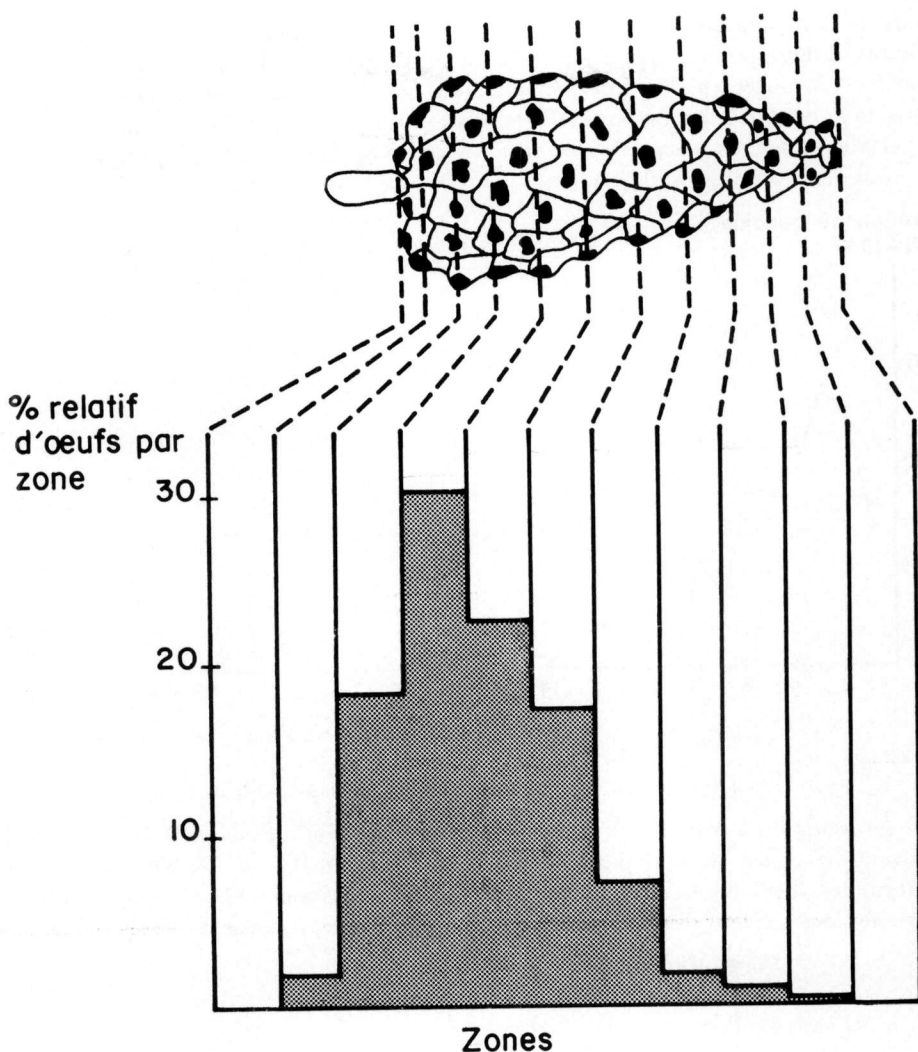


FIG. 2. — Répartition zonale
des œufs de *P. validirostris* sur le cône (N = 351)

Le nombre d'œufs déposés par cône (fig. 3) est également extrêmement variable (de 1 à 28 au maximum). Cependant, il se situe en général dans l'intervalle 1-8, avec une nette dominance des cônes possédant 2 ou 3 œufs. Ce cas correspond à la ponte d'une seule femelle. Les pontes comportant plus de 10 œufs correspondent par contre à des pontes de plusieurs femelles, généralement effectuées à des temps différents. (ROMANYK et BACHILLER comptent jusqu'à 40 œufs par cône de *P. pinea* en Espagne en 1965). De plus lorsqu'il y a un nombre d'œufs inférieur à 8 par cône, ceux-ci sont rassemblés dans le tiers inférieur du cône, alors que dans le cas de pontes comportant plus de 8 œufs, ils se trouvent généralement répartis sur l'ensemble du cône (on peut même constater 2 ou 3 œufs par écusson dans ce cas). La répartition observée des

œufs est donc fonction de la place disponible sur le cône au moment de la ponte et du nombre d'œufs pondus par cône : si le cône n'a pas été attaqué préalablement, la ponte est localisée au tiers inférieur du cône. Les 20 p. 100 d'œufs observés dans les deux tiers restants, correspondent à des cônes attaqués par plusieurs individus. Cette répartition est donc susceptible de varier avec les fluctuations du rapport production de cônes/nombre de *Pissodes*.

Fréquence absolue (N = 164)

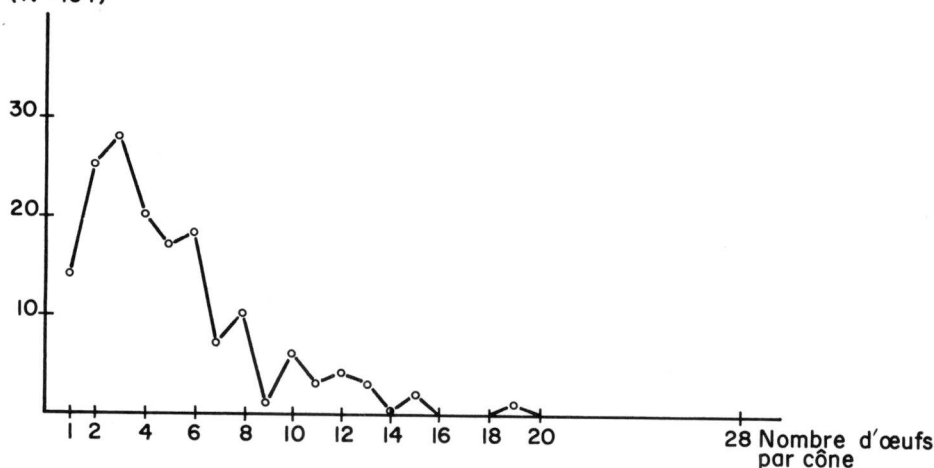


FIG. 3. — Fluctuations du nombre d'œufs déposés par cône

3. 3. — Vitesse du développement embryonnaire

Les œufs du fait de l'étalement de la période de ponte et de la diversité de l'exposition des cônes, ne sont pas tous soumis à des intensités semblables des facteurs climatiques (bien qu'ils soient tous situés en face externe). Aussi observe-t-on des répercussions sur leur durée d'incubation. La figure 4 représente la durée de dévelop-

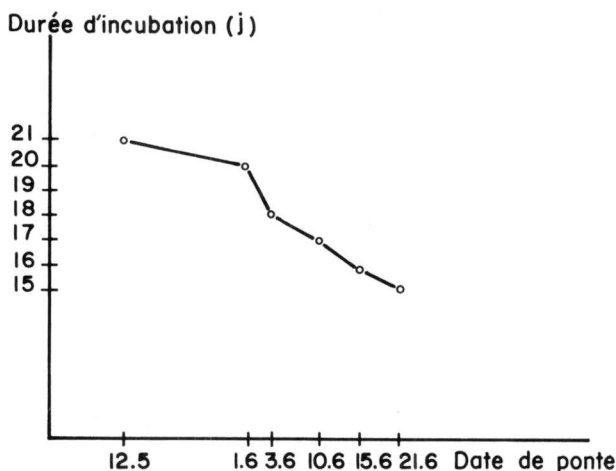


FIG. 4. — Évolution de la durée d'incubation en fonction de la date de ponte (élevages 1974)

pement embryonnaire en fonction de la date de la ponte, sur des œufs extraits du cône et placés sous abri dans des conditions favorables d'humidité : le développement est notablement accéléré pour les pontes les plus tardives : de 20 jours le 12 mai à 15 jours le 21 juin. Le fait a été établi également par ALAUZET (1970) pour les œufs de *P. notatus* F.

Nous avons observé que les œufs les mieux exposés au soleil se développent beaucoup plus vite, mais sans pouvoir quantifier cette influence de l'exposition.

IV. — OBSERVATIONS SUR LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Les larves, à quelque stade que ce soit, sont du type mélolonthoïde, apodes et aveugles. Typiquement, les larves présentent à l'éclosion une capsule céphalique orange pâle, plus ou moins molle, qui brunit et se sclérifie au cours de la succession des stades larvaires.

4. I. — Détermination du nombre de stades larvaires

Le nombre de quatre stades larvaires a été trouvé pour la plupart des *Pissodes* : *P. notatus* F. (CARLE, 1967), *P. piceae* ILL. (HAESELBARTH, 1961), *P. terminalis* HOPK. (STARK et WOOD, 1964), etc.

Cependant, BUKZEYEVA (1965) signale pour *P. notatus*, dans la région de Voronej, cinq stades larvaires et CARLE (1973), l'existence au quatrième stade de cette même espèce, de larves micro et macrocéphales. CARLE pense que ces variations sont liées à l'influence de la température et de la qualité de l'alimentation larvaire.

Aucune étude n'aborde toutefois, la question de *Pissodes validirostris* GYLL. Nous avons été conduit à mettre au point une méthode précise de détermination du nombre de stades larvaires. Tout d'abord, en 1972-1973, nous avons travaillé à partir de la mensuration de la largeur des capsules céphaliques des larves récoltées dans la nature. Cependant, l'histogramme des fréquences (fig. 5) des largeurs de capsules céphaliques présentait des recouvrements assez importants, rendant impossible la séparation des stades larvaires à l'aide de ce seul graphe. Pour y remédier, nous avons utilisé la méthode mise au point par HARDING (1942) et reprise par COYNE (1968) de séparation des distributions polymodales à l'aide du papier de probabilité.

Le papier de probabilité transforme une courbe correspondant à une distribution normale en droite. Il est alors logique de supposer que si une distribution bi ou polymodale est composée de distributions simples qui sont elles-mêmes normales, la courbe représentant la distribution polymodale sera la résultante de plusieurs droites (matérialisées par la présence de points d'inflexion). Ainsi, en supposant que les données extrêmes appartiennent à une seule et même distribution, on peut tracer la droite correspondante et répartir les données intermédiaires entre celles qui appartiennent à la distribution extrême et celles qui n'y appartiennent pas. Par exemple, sur la figure 5, nous observons un point d'inflexion à 7,5 p. 100 (1,34 mm) : il est vraisemblable que les points d'abscisse supérieure appartiennent à la même distribution

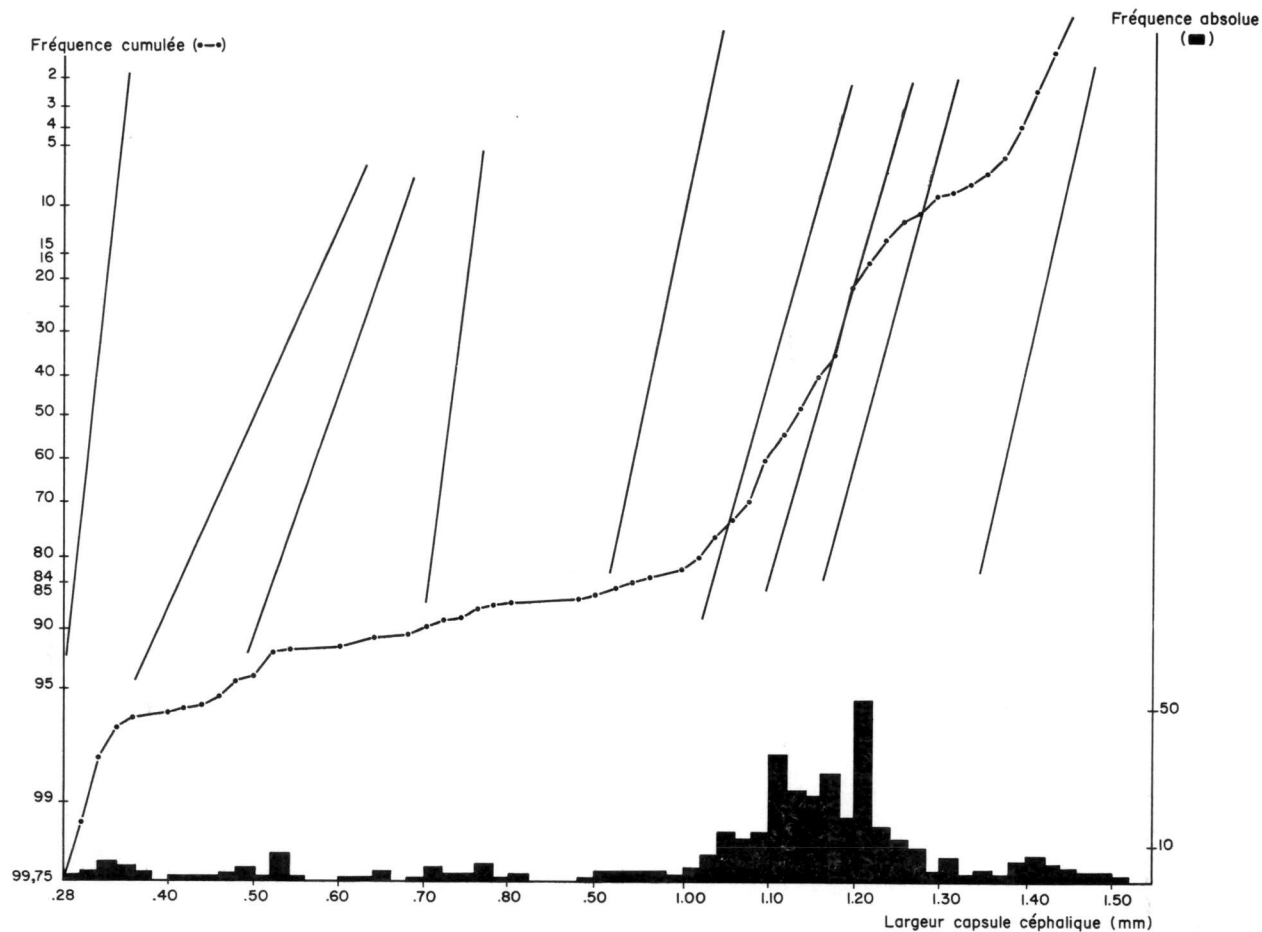


FIG. 5. — Détermination des stades larvaires à partir d'échantillons prélevés dans la nature (sains, parasités) par l'analyse des distributions polymodales sur papier de probabilité (génération 1973)

(ceci ne serait pas valable au niveau des segments de courbes intermédiaires entre 2 points d'inflexion). La population P_1 considérée peut alors être séparée de la population totale P en multipliant les fréquences cumulées observées pour ces points par $\frac{100}{7,5}$ c'est-à-dire en ramenant P_1 à 100 p. 100. On obtient ainsi une droite correspondant aux fréquences cumulées théoriques. On met aussi en évidence l'existence d'éléments de la population considérée pour des points d'abscisse inférieure à celle du point d'inflexion (ex. pour 1,32 mm = 6 p. 100). Les fréquences relatives théoriques (FRT) sont ensuite déterminées par la différence entre les fréquences cumulées théoriques (FTC) :

$$\begin{aligned} \text{FTC } 1,46 \text{ mm} &= 0,93 \cdot 5 ; \text{ FTC } 1,44 \text{ mm} = 0,87 \cdot 1 \\ \rightarrow \text{FRT} &= 0,93 \cdot 5 - 0,87 \cdot 1 = 0,6 \cdot 4. \end{aligned}$$

Puis on calcule le rapport (pour 2 points situés sur la droite) de la fréquence relative théorique (FRT = 6,4), à la fréquence absolue observée :

$$R = 0,6 \cdot 4 \times \frac{1}{2} = 0,32.$$

On obtient alors les fréquences absolues théoriques pour chacun des points par multiplication des fréquences relatives théoriques par ce rapport

$$(\text{ex. pour } 1,40 \text{ mm : FAT} = 19,7 \times 0,32 = 5,6 \rightarrow 6).$$

On peut ensuite séparer la population P_1 considérée de la population totale P en retranchant les fréquences absolues observées (pour 1,40 mm FA ($P - P_1$) = 7 - 6 = 1). On obtient ainsi une nouvelle population ($P - P_1$) sur laquelle il est possible de refaire le même raisonnement, et d'aboutir finalement à la séparation de la population P en ses différentes composantes. Un autre avantage de la représentation sur papier de probabilité tient dans le fait que la moyenne est directement déterminée par l'abscisse du point d'intersection de la droite théorique avec la ligne 50 p. 100 et l'écart-type par la relation :

$$\sigma = \frac{1}{2} \left[\frac{\text{Abscisse (84,13 \%)} - \text{Abscisse (15,87 \%)}}{2} \right].$$

L'application de cette méthode d'analyse, aux larves récoltées en 1972-1973 avait conduit à la séparation des larves en 9 populations différentes que nous avons à l'époque identifiées comme 5 stades larvaires présentant des différenciations mâles-femelles (les femelles sont en moyenne plus grandes que les mâles), sauf pour le premier stade. Ces données sont récapitulées dans le tableau 1.

Cependant, le cinquième stade ne respectait pas sur cette figure le sex-ratio observé chez les imagos : 1/3 au lieu d'un taux voisin de 1.

Nous avons donc décidé de mettre au point pour 1973-1974 un élevage des *Pissodes* récoltés dans la nature à partir du stade œuf. Il est vite apparu, par l'observation quotidienne du rejet des capsules céphaliques, d'une part qu'il n'existait que quatre stades larvaires, et d'autre part que la différence existant entre ce que nous

nommions quatrième et cinquième stades était due avant tout à la présence de larves endoparasites du Braconide *Calyptus atricornis* RATZ à l'intérieur des *Pissodes*. Les figures 6 et 7 comparent pour des mêmes stades larvaires (3^e et 4^e) de *Pissodes*, la

TABLEAU I
Détermination des stades larvaires à partir
de la mensuration de toutes les capsules céphaliques de 1973

Stade	μ (mm)	σ (mm)	Intervalle (mm)
L ₁ ♂	0,31	0,04	0,23-0,39
L ₂ ♂	0,49	0,07	0,35-0,53
L ₂ ♀	0,58	0,06	0,46-0,70
L ₃ ♂	0,75	0,03	0,69-0,91
L ₃ ♀	0,95	0,04	0,07-1,03
L ₄ ♂	1,09	0,05	0,99-1,19
L ₄ ♀	1,16	0,05	1,06-1,26
L ₅ ♂	1,22	0,05	1,12-1,32
L ₅ ♀	1,39	0,04	1,31-1,47

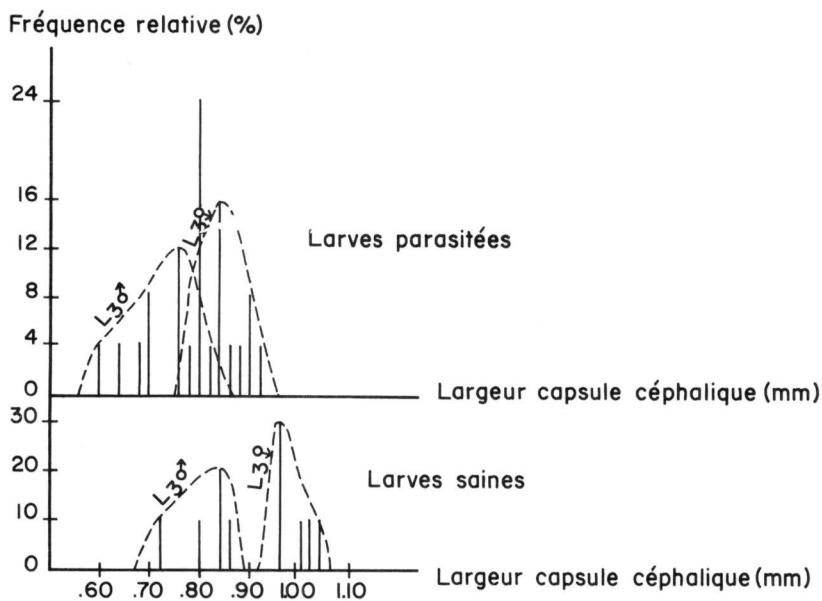


FIG. 6. — Comparaison des largeurs des capsules céphaliques des larves de troisième stade parasitée par *Calyptus* et saines
(Np = 96 ; Ns = 120)

largeur de capsule céphalique des larves parasitées et non parasitées. On s'aperçoit ainsi que l'existence d'un endoparasite tend à diminuer la largeur de la capsule céphalique. HAESELBARTH (1961-1962), avait établi de manière semblable que *Pissodes*

piceae ILL. ne possédait pas cinq stades larvaires, comme l'affirmait HIERHOLZER (1954) mais quatre, l'avant-dernier stade décrit par HIERHOLZER correspondant à l'influence de *Calyptus atricornis*, parasite de *P. piceae* également. Cependant il semble que cette influence produise plus de modifications que ne l'aurait cru HAESELBARTH. On constate en effet, que les « mâles » non parasités de quatrième stade ont une capsule céphalique au moins aussi grande que les « femelles » parasitées de quatrième stade, que les capsules céphaliques des « femelles » de troisième stade non parasitées

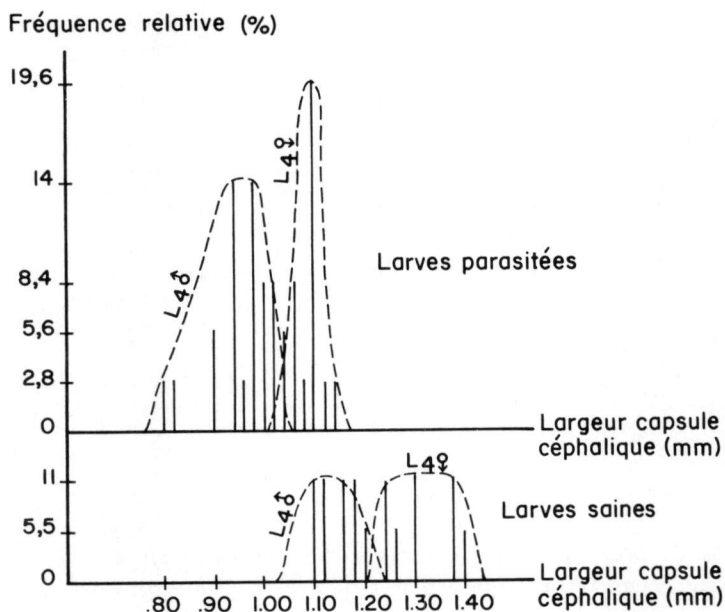


FIG. 7. — Comparaison des largeurs des capsules céphaliques des larves de quatrième stade parasitées par *Calyptus* et saines (Np = 98 ; Ns = 99)

sont semblables à celles des « mâles » de quatrième stade parasités, que les « mâles » de troisième stade non parasités interfèrent sur les « femelles » de troisième stade parasitées, ainsi que les « femelles » de deuxième stade sur les « mâles » de troisième stade parasités. Il n'existe par contre pas de modification aux premier et deuxième stades chez les larves parasitées.

Les neuf populations observées pour 1972-1973 correspondaient donc aux stades suivants :

$$I_{11} ; I_{12} \text{ ♂} ; I_{12} \text{ ♀} ; I_{13} \text{ ♂ parasité} ; I_{13} \text{ ♂} + I_{13} \text{ ♀ parasité} ; \\ I_{13} \text{ ♀} + I_{14} \text{ ♂ parasité} ; I_{14} \text{ ♀ parasité} + 1/2 I_{14} \text{ ♂} ; 1/2 I_{14} \text{ ♂} ; I_{14} \text{ ♀}.$$

Ceci établi, l'analyse polymodale appliquée aux prélèvements 1974 pour des populations séparées parasitées et non parasitées, fournit les caractéristiques des quatre stades larvaires de *P. validirostris* (tabl. 1 et 2).

Il est possible que les cinq stades larvaires attribués à *P. notatus* par BUKZEYEVA soient dus à l'influence d'un endoparasite, de manière analogue à ce qui a été montré pour *P. piceae* H.L. et *P. validirostris* RATZ.

TABLEAU 2

*Détermination des stades larvaires
en séparant larves parasitées et non parasitées en 1974*

Stade	μ (mm)	σ (mm)	Intervalle (mm)
L ₁ ♂	0,31	0,04	0,23-0,39
L ₂ ♂	0,49	0,07	0,35-0,53
L ₂ ♀	0,58	0,06	0,46-0,70
L ₃ ♂	0,82	0,03	0,76-0,88
L ₃ ♀	0,96	0,03	0,90-1,02
L ₄ ♂	1,17	0,07	1,05-1,31
L ₄ ♀	1,39	0,04	1,31-1,47
L ₃ ♂ parasité	0,73	0,06	0,61-0,85
L ₃ ♀ parasité	0,84	0,045	0,75-0,93
L ₄ ♂ parasité	0,97	0,04	0,89-1,05
L ₄ ♀ parasité	1,09	0,02	1,05-1,14

4. 2. — Relations entre stades larvaires et trajet de la larve dans le cône

La larve de premier stade, débarrassée du chorion s'enfonce verticalement de 3 à 5 mm dans l'écusson sur lequel l'œuf a été déposé. Elle migre ensuite vers le côté opposé de l'écusson ; celui-ci devient alors brun rougeâtre le long du trajet à la suite d'une exsudation de résine consécutive à la blessure. Arrivée à l'extrémité supérieure de l'écusson, la larve mue une première fois. La larve de deuxième stade remonte obliquement sous la première couche d'écailles, vers l'apex du cône, en suivant les limites interécussonnaires, passant ainsi de la face externe à la face interne. Comme pour la larve de premier stade, une trace rougeâtre correspondant à une coulée sous-jacente de résine mélangée aux excréments, permet d'observer le trajet de la larve sur le cône. Puis celles-ci s'enfonce à l'intérieur du cône en traversant la deuxième couche d'écailles pour aboutir aux graines.

Dans 60 p. 100 des cas, cette pénétration en profondeur se produit au niveau du dépôt de l'œuf, mais sur la face opposée (interne). Dans les 40 p. 100 restants, elle se produit entre ce niveau et l'apex du cône.

La deuxième mue se produit à ce moment, en général avant la consommation des premières graines. La larve de troisième stade se déplace ensuite vers la base du cône en longeant le rachis et en consommant toutes les graines qu'elle trouve sur son chemin. Arrivée dans le tiers inférieur du cône, la larve mue une troisième fois et pénètre dans le rachis.

La larve de quatrième stade, à capsule céphalique, très sclérifiée, orange foncé, continue à consommer les graines et les tissus du cône, jusqu'à les réduire quelquefois

complètement en sciure. Puis elle constitue, soit dans le rachis (s'il n'y a qu'une larve ou deux larves dans le cône), soit à un autre endroit du cône, une logette à la paroi tapissée de déjections. Cette logette est située près de la surface et l'épaisseur de tissu de cône qui la sépare du milieu extérieur est toujours très faible. La larve s'y place alors, la tête tournée vers l'extérieur et évolue en prénymphé immobile. C'est dans cette logette que s'effectue ultérieurement la nymphose. La figure 8 récapitule l'ensemble du trajet effectué lors du développement larvaire.

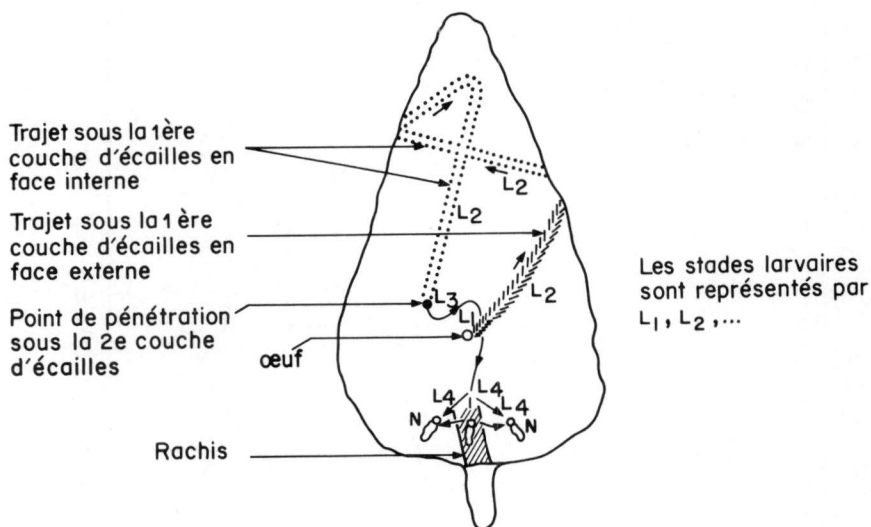


FIG. 8. — Représentation schématique du trajet d'une larve de *Pissodes* à l'intérieur d'un cône

4. 3. — Durée du développement larvaire et influence de la température

Le relevé hebdomadaire de cônes attaqués, et l'analyse de la population de *Pissodes* qui les colonise ne sont pas suffisants pour apprécier la durée des différents stades larvaires. En effet, les cônes récoltés, hébergent les larves de stades différents ; la population globale relevée chaque semaine n'est pas unique mais correspond à la résultante de plusieurs cohortes, caractérisée par leurs dates de pontes différentes. La figure 9 récapitule l'évolution de la population globale et la proportion des différents stades larvaires la composant en fonction du temps, mais ne permet pas de séparer les différentes cohortes, les dates de ponte restant inconnues.

Par la technique des « cônes-pièges », nous avons pu suivre le développement des larves de *Pissodes*, dans la nature et au laboratoire, en fonction des dates de ponte. Nous constatons que la durée des différents stades larvaires et du développement total est, pour la plupart des individus, d'autant plus courte que la date de ponte est plus tardive.

Notons également que les larves les plus tardives se trouvaient toutes au deuxième stade le 5 juillet, au troisième stade le 12 juillet et au quatrième stade le 21 juillet (il existe par ailleurs des retards liés à *C. atricornis*).

Pourcentage relatif des
différents stades

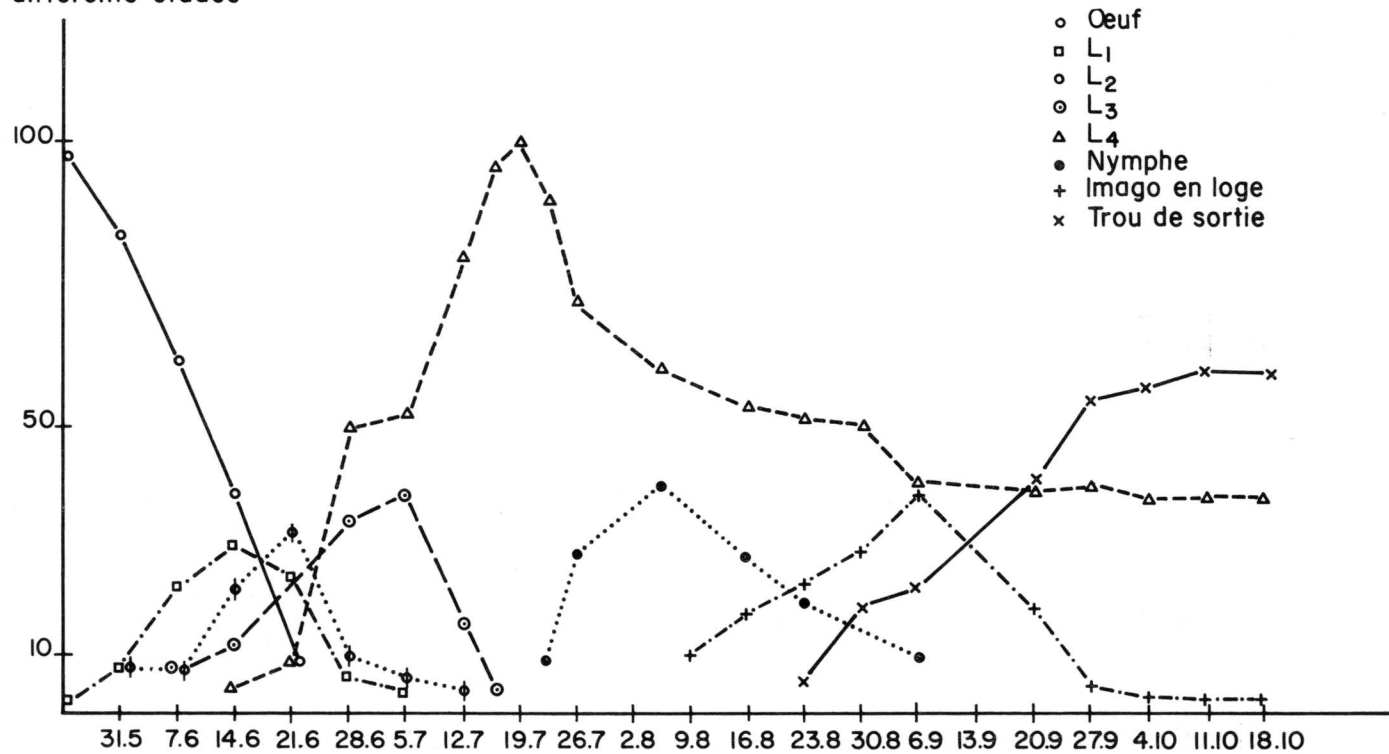


FIG. 9. — Evolution de la composition de la population de Pissodes (nés au printemps 1973) dans la nature au cours du printemps, de l'été et de l'automne 1973

La durée du quatrième stade (en particulier celle de la phase prénymphe) est très variable. Toutes les larves se trouvent au quatrième stade le 21 juillet, puis leur pourcentage dans les cônes diminue au fur et à mesure de l'augmentation de la nymphose. Cette diminution est ensuite accentuée par la sortie de *Calyptus atricornis*, qui provoque la disparition complète d'une partie des larves parasitées. C'est ce qui explique l'augmentation relative du pourcentage de nymphes dans les cônes du 10 août au 15 août, alors qu'il n'apparaît presque plus de nymphes à partir du 10 août, cependant, pour des raisons particulières, une partie seulement des parasites émerge des larves-hôtes à l'automne. Les autres ne détruiront totalement leur hôte qu'au printemps suivant, ce qui explique que le taux de larves de quatrième stade soit encore élevé (38 p. 100) au 14 septembre. Ces larves (prénymphes inactives) parasitées passent l'hiver dans cet état, et c'est seulement au mois de mars que l'on observe la chute brutale du pourcentage des larves de quatrième stade dans les cônes. Il reste cependant quelques larves non parasitées qui se nymphosent à la fin du printemps, pour donner des adultes de deuxième génération en juillet ; la population hivernale était donc composée non seulement de larves parasitées (97 p. 100) mais aussi de larves saines (3 p. 100). Le quatrième stade peut donc durer de 24 jours à 9 ou 10 mois.

TABLEAU 3
Durées des stades larvaires

Stade	Durée maximum (j)	Durée minimum (j)	Nombre d'individus étudiés
L ₁	7	5	40
L ₂	7	5	44
L ₃	9	7	72
L ₄	38	24	104
(partie non diapausante) Durée (L + N)	61 + 21 = 82 j	41 + 14 = 55 j	

4. 4. — Impact des larves sur le cône

Le trajet de la larve de *Pissodes* dans le cône permet de comprendre le dégât direct et immédiat qu'elle cause tant au cône lui-même qu'aux graines. Ce dégât est d'autant plus grand que le nombre de *Pissodes* est élevé. Trois à 4 larves de *Pissodes* (bien qu'il puisse y en avoir plus) suffisent à détruire totalement un cône, et à réduire son intérieur à l'état de sciure.

Cependant l'influence la plus importante est indirecte, liée à la réaction du cône à l'attaque des *Curculionides*. Le cône réagit en effet en sécrétant massivement de la résine (juin-juillet) qui colle entre elles les bractées. La conséquence est illustrée à la figure 10 : 68 p. 100 des cônes, dans la parcelle du Polygone en 1973-1974, ne peuvent s'ouvrir au printemps suivant pour disséminer leurs graines, y compris celles qui sont intactes. Seuls quelques cônes dont l'attaque est limitée à un seul *Pissodes* arrivent à s'ouvrir à moitié (2^e pic sur la figure 10).

Le nombre moyen de graines détruites par *Pissodes*, de manière directe ou indirecte est donc très élevé, représentant la quasi totalité des graines des cônes attaqués par cette espèce. On peut évaluer dans la parcelle du Polygone à 54 p. 100 du total des graines potentielles, la perte due à l'intervention de *Pissodes*.

Fréquence relative

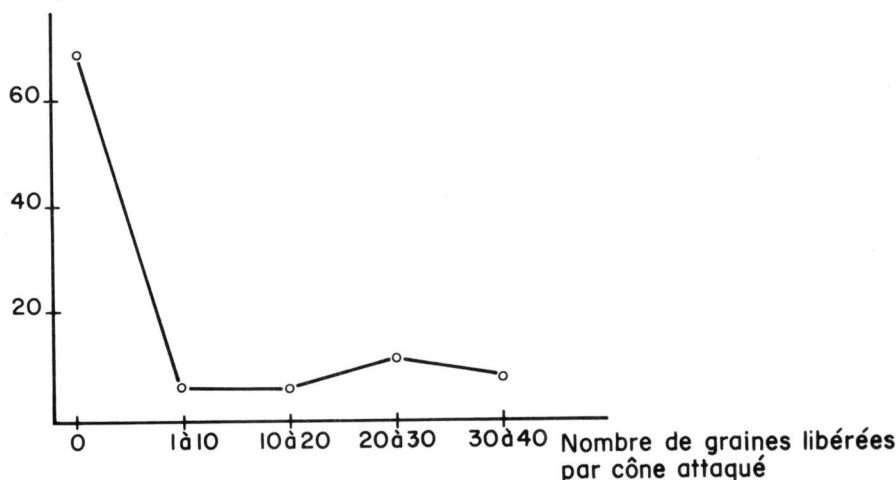


FIG. 10. — Influence de l'attaque de *Pissodes* sur la libération des graines (après passage à 105°C)

V. — OBSERVATIONS SUR LA NYMPHOSE

Après une phase prénympe inactive à la fin du quatrième stade, lorsque la larve a construit la chambre de nymphe, les premières nymphes de couleur blanc laiteux, apparaissent dès le 25 juillet, mais l'entrée en nymphe est maximale début août. La durée de nymphe varie de 35 à 28 jours en fonction de la date de ponte ; elle décroît pour les *Pissodes* issus d'œufs pondus du 8 mai au 6 juin, puis s'accroît pour les œufs pondus du 6 juin au 18 juin. En effet, les nymphes les plus favorisées du point de vue climatique sont celles qui effectuent leur développement au mois d'août. Les dernières nymphes apparues (issues d'œufs du 6 juin au 18 juin) terminent normalement leur développement en septembre, alors que les conditions climatiques (température) deviennent moins favorables ; on observe dans leur cas, un ralentissement de développement (jusqu'à 35 jours). Cependant la période de nymphe dure au plus tard jusque fin septembre : plus aucune nymphe n'est observée ultérieurement.

Tout au cours de leur développement, les nymphes présentent des caractéristiques de coloration particulières. En milieu de nymphe, les yeux et l'extrémité du rostre, puis les tarsi, se pigmentent en noir plus ou moins foncé. En fin de nymphe, lorsque les appendices sortent des fourreaux, l'abdomen et le pronotum prennent une couleur orangée, puis rouge brun. Les élytres et le haut de la tête sont les dernières parties du corps à se pigmenter. L'adulte ainsi formé est beaucoup plus pâle et mou

qu'un imago normal. Le processus de mélanisation se poursuit encore quelque temps (4 jours à 1 semaine) avant que l'imago ne soit en état de sortir du cône (il ne sort donc pas immédiatement du cône).

VI. — OBSERVATIONS SUR L'ÉMERGENCE DES IMAGOS (FIG. II)

6. 1. — Périodes d'émergence

Les imagos commencent à sortir dès la fin du mois d'août (individus pondus du 8 mai au 12 mai). L'émergence est maximale de la mi-septembre à la mi-octobre. Néanmoins, on observe des émergences jusqu'à la mi-novembre. Cet étalement est dû pour une part, à l'étalement de la nymphose, mais surtout à l'existence d'une phase d'attente à l'intérieur du cône. Durant celle-ci, le *Pissodes* se mélanise et se sclérotinise dans un premier temps, puis reste immobile avant de faire sauter l'opercule qui le sépare de l'extérieur. La durée de cette phase est variable et semble dépendre de la température et de l'exposition du cône. Pour la majorité des imagos qui sortent de nymphose début ou mi-septembre, au moment où la température diminue, l'émergence du cône est décalée dans le temps, quelquefois très fortement (novembre).

Fréquence absolue
d'émergence
(nb individus)

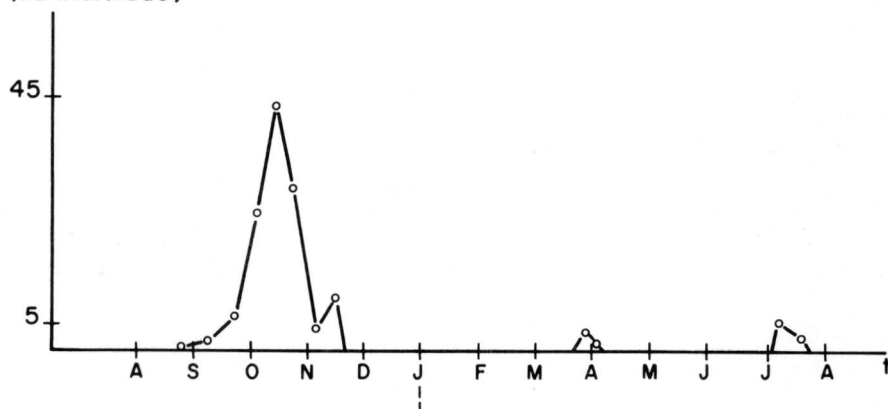


FIG. 11. — Périodes d'émergence observées en élevage sous abri pour la génération de *Pissodes* provenant de la ponte du printemps 1972

C'est ce qui explique cet étalement des sorties du cône alors que l'on n'observe plus aucune nymphe dans le cône après la fin septembre. Certains individus ne peuvent d'ailleurs, pour ces mêmes raisons, sortir du cône à l'automne, et restent dans celui-ci à l'état d'imago jusqu'en mars-avril. Ils sortent du cône dès la première amélioration de la température. Néanmoins, ils ne représentent qu'une faible minorité (1,5 p. 100 en 1972, 1,4 p. 100 en 1973). Par ailleurs, des adultes peuvent n'émerger qu'en juillet

à partir des individus qui ont hiverné au quatrième stade (10,2 p. 100 en 1972, 3,7 p. 100 en 1973). Les imagos sortis à l'automne présentent une phase d'alimentation préhivernale sur les branches, et non plus sur les cônes ; celle-ci est plus ou moins réduite en fonction de la date de sortie. Ils gagnent ensuite la base du tronc ou la litière pour hiverner jusqu'en mars-avril de l'année suivante.

6. 2. — *Signification de l'émergence différée*

Les imagos qui émergent en automne et en mars-avril appartiennent à la même génération. Ceux qui émergent en juillet posent un problème. En effet, si l'on élève ces insectes en laboratoire, on constate qu'ils commencent à s'alimenter aussitôt après l'éclosion et pondent 2 à 5 jours après sur les cônes. Nous avons ensuite obtenu à partir de deux de ces œufs pondus le 11 juillet 1974 des larves du premier stade le 20 juillet 1974. Malheureusement, celles-ci n'ont pas survécu. Cependant, dans la nature, aucune larve de premier ou de deuxième stade n'a été observée à cette date (ni après), confirmant nos hypothèses sur la liaison entre développement et lignification. Il est donc peu vraisemblable que les adultes éclos en juillet donnent des œufs qui à leur tour donneront de nouveaux adultes en juillet de l'année suivante.

De plus, seules les larves de quatrième stade, en phase prénymphe (et aucune nymphe) ont été observées en hiver. Les imagos de juillet proviennent donc de ces larves ayant hiverné à l'état prénymphe. Deux hypothèses sont alors possibles : l'arrêt de développement au quatrième stade de larves issues des dernières pontes (fin juin), la température nécessaire à la nymphose n'étant plus atteinte, ou bien une diapause larvaire au stade prénymphe de larves issues de pontes quelconques, sous l'influence d'un facteur complexe, nutritionnel par exemple. Dans le premier cas, nous aurions affaire à une « période balance », identique à celle définie par CARLE (1973) pour le développement de *Pissodes notatus* F. Les œufs pondus au-delà de cette période ne donnent des adultes que l'année suivante et non à l'automne de la même année. Cependant, cette hypothèse est peu vraisemblable, toutes les larves passant au quatrième stade au plus tard le 21 juillet, donc dans des conditions climatiques favorables. La deuxième hypothèse semble donc être la plus plausible. Il pourrait s'agir aussi de larves parasitées ayant réussi, par enkystement, par exemple, à neutraliser leurs parasites mais étant retardées dans leur développement.

VII. — CONCLUSION

Le cycle que nous avons observé est donc relativement plus complexe que celui décrit pour *P. validirostris* en Espagne par ROMANYK et BACHILLER (1965). Ces auteurs considèrent en effet que l'ensemble du développement se fait durant l'été, les adultes émergeant tous en automne (et à la fin de l'été). Nous avons vu, qu'à Fontainebleau, la majorité des *Pissodes* suivait ce schéma mais aussi qu'il existait des possibilités d'émergence différée et d'arrêt de développement, la date d'émergence étant fonction de la date de ponte, de la température et de facteurs complexes encore mal définis. La figure 12 récapitule ce cycle.

Reçu pour publication en juin 1976.

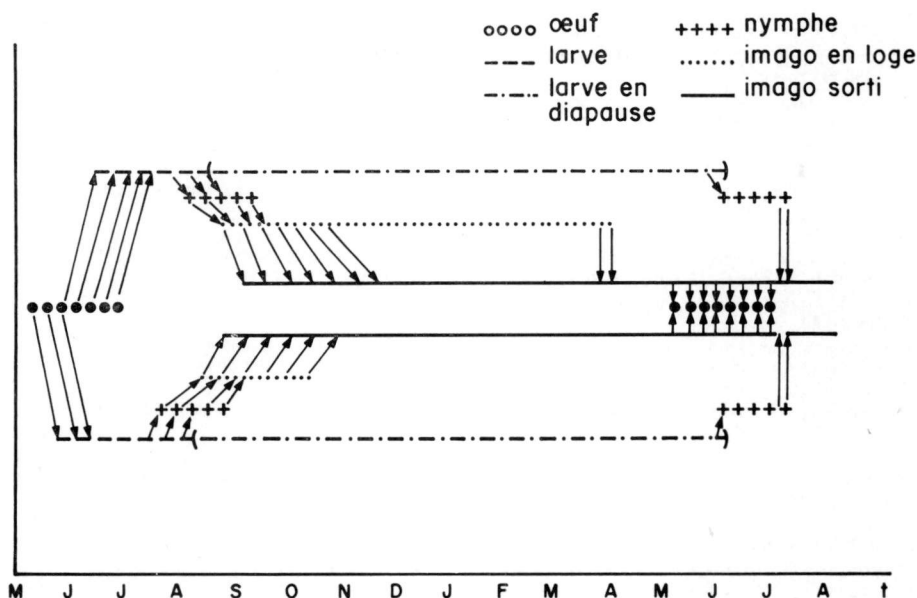


FIG. 12. — Cycle de Pissodes en forêt de Fontainebleau

SUMMARY

NOTES ON THE BIOLOGY AND THE ECOLOGY OF *PISSODES VALIDIROSTRIS* GYLL.
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN THE FONTAINEBLEAU FOREST

Pissodes validirostris GYLL. is an important pest of *Pinus sylvestris* L. cones in the Fontainebleau forest. The trees are attacked by *Pissodes* in close phenological coincidence with the development of the cones; this takes place during the second year of development of the cones, when their water content is at a maximum. The eggs, noticeable by a distinctive slot, are found on the outer face, and for 70 p. 100 of them in the middle part of the cones. The lasting of the embryo development, like the larval development, is related to the egg laying date. It appears from our investigations that larvae of *Pissodes* have four stages. The course of larva inside the cone does not vary much, it goes from the outer layer of the cone towards the rachis, roughly along an helix, feeding on the cone and seeds all the way through. The most important impact on the seed dispersal is an indirect one, and is due to the resin flow resulting from the cone wound and sticking the cone bracts together. 68 p. 100 of the cones attacked by *Pissodes* larvae don't produce any seed. Most of the adults emerge in the fall of the year of attack, however some beetle may emerge during March April (1,5 p. 100) or July (3 à 10 p. 100) of the following year.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALAUZET C., 1970. Cycle biologique de *Pissodes notatus* F. (Coléoptère curculionide) dans la région toulousaine. Thèse de 3^e cycle, Fac. Sci. Toulouse, 158 p.
BARBEY A., 1925. *Traité d'entomologie forestière*. Paris, Berger-Levrault, 740 p.
BACHILLER P., 1966. Estudio sobre la biología y tratamientos del *Pissodes validirostris* GYLL. *Bol. Serv. Plagas For.*, 9, 133-136.

- BUKZEYEVA O. N., 1965. Duration of generations of the weevil *Pissodes notatus* F. (Coleoptera Curculionidae) in the Voronezh region. *Entomol. Obozr. U.S.S.R.*, **44**, 22-24.
- CANAKCIOGLU H., 1968. Insect damage on forest tree seeds in Turkey. *XIII Int. Congr. Entomol. Moscow*, **3**, 19-20.
- CARLE P., 1967. Contribution à l'étude biologique de *Pissodes notatus* F. (Col. Curculionidae). *Rev. Zool. agric. appl.*, **10-12**, 185-203.
- CARLE P., 1973. *Le dépérissement du pin mésogéen en Provence*. Thèse Doctorat d'État, Univ. Bordeaux I, 174 p.
- COYNE J.-J., 1968. *Laspeyresia ingens*, a seedworm infesting cones of longleaf pine. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **61**, 1116-1122.
- FUNKE W., 1971. Food and Energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. In *Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling project*, Ellenberg Ed., 82-86, Berlin, Springer Verlag.
- GYORFFI I., 1962. Beitrage zur Kenntnis der Lebensweise der Chalcidien Arten Ungarn. *Z. angew. Entomol.*, **49**, 207-223.
- HAESSELBARTH, 1961-1962. Zur Biologie, Entwicklungsgeschichte und Ökologie von *Brachistes atricornis* RATZ. (Hym. Brac.) als eines Parasiten von *Pissodes piceae* ILL. (Col. Curculionidae). *Z. angew. Entomol.*, **49**, 233-289.
- HARDING, 1942. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. *J. Mar. Biol. Assoc.*, **28**, 141-153.
- HEDQUIST K. J., 1974. A new *Eurytoma* species from *Pissodes validirostris* GYLL. and notes on some other species reared from the same host (Hym. Chalcididae, Eurytomidae, Ichneumonidae and Braconidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, **40** (1), 28-30.
- HEDWIG K., 1959. Mitteleuropäische Schlupfwespen und ihre Wirte. *Nachr. Naturwiss. Mus. Stadt, Aschaffenburg*, **62**, 90.
- HIERHOLZER O., 1954. Ein Beitrag zur Kenntnis des Weissstannenrusslers *Pissodes piceae* ILL. In WELLENSTEIN G., *Die grosse Borkenkalamität in Südwestdeutschland, 1944-1951*. Ringingen, 385-416.
- HOFFMANN A., 1954. Coléoptères Curculionidae. Faune de France, 59, Lechevallier, Paris.
- KROL S., MICHALSKI J., 1961. Insectes nuisibles de *Pinus contorta* var. *latifolia* ENGELM observés en Pologne et quelques-uns de leurs parasites (en polonais). *Folia For. Pol.*, **6 A**, 127-140.
- OZOLS G. E., 1958. Les ravageurs des cultures de pin sur les dunes maritimes (en russe). *Première conférence entre Écoles supérieures sur la protection de la Forêt*, Moscou, 84-86.
- POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères Noctuidae sur milieu riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool.-Écol. Anim.*, **2**, 79-91.
- ROMANYK N., BACHILLER S., 1965. Excelentes resultados de la campaña contra el *Pissodes validirostris* GYLL., plaga de las piñas de *Pinus pinea* L. *Bol. Serv. Plagas For.*, **8** (15), 7-14.
- STARK R. W., WOOD D. L., 1964. The Biology of *Pissodes terminalis* HOPPING (Coleoptera Curculionidae) in California. *Can. Entomol.*, **96** (9), 1208-1218.
- VIEDMA de M. G., 1973. Dos nuevos caracteres para distinguir *Pissodes notatus* F. y *Pissodes validirostris* GYLL. (Col. Curculionidae). *Bol. Estac. Cent. Ecol.*, **2** (3), 61-65.
- ZARCO E., 1949. El genero *Pissodes* Germar en España. *Inst. For. Invest. Exp.*, **20** (42), 7-35.

LES EFFETS SECONDAIRES DES PESTICIDES AGRICOLES

II. — ACTION DE QUELQUES HERBICIDES SUR LA CROISSANCE ET LA FÉCONDITÉ DE *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

J.-L. RIVIÈRE

avec la collaboration technique de Jocelyne FERNANDEZ

Laboratoire de Phytopharmacie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Divers paramètres représentatifs de la croissance larvaire et du potentiel reproducteur sont déterminés chez des blattes (*Blattella germanica* (L.)) nourries avec un aliment contenant 1 000 p.p.m. d'herbicide. Parmi les 21 produits testés, le paraquat a une action létale sur les adultes et les larves tandis que l'aminotriazole est toxique pour les larves et réduit la fécondité des adultes. Les autres produits testés ont une influence négligeable sur la croissance et la reproduction de *Blattella germanica*.

INTRODUCTION

Dans un travail précédent, nous avons montré la faible action des fongicides en intoxication chronique à forte concentration (1 000 p.p.m.) sur la croissance et la reproduction de *Blattella germanica* (RIVIÈRE, 1976). La présente étude a pour objet de tester, dans des conditions similaires, les effets de quelques herbicides.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TEST

a) L'élevage de masse est réalisé selon la méthode que nous avons décrite par ailleurs (RIVIÈRE, 1976).

b) La nourriture traitée est préparée en humectant 40 g de l'aliment (en farine) avec 30 ml d'acétone contenant 40 mg d'herbicide. L'acétone est évaporée à l'air libre en remuant fréquemment le mélange. La concentration finale est donc de 1 000 p.p.m.

c) Les herbicides utilisés sont de qualité technique.

d) Un test de croissance comprend exactement 100 jeunes larves âgées de 24 heures au plus, disposées dans une boîte en plastique transparent ($17,5 \times 11 \times 4$ cm) avec un zigzag de papier filtre, de l'eau et de la nourriture traitée en quantité suffisante. Après 25 jours, ces larves sont transférées dans des bocaux en verre d'un litre et triées journalièrement pour compter les adultes. Il y a 3 répétitions par traitement. Chaque test permet d'évaluer :

- la mortalité larvaire : nombre d'adultes obtenus pour 100 larves néonates ;
- la durée du développement larvaire pour chaque individu de chaque sexe.

e) Un test de fécondité a pour élément de base une boîte en plastique transparent ($95 \times 65 \times 25$ mm) dans laquelle on dispose 4 mâles et 4 femelles âgés de 24 heures au plus. La boîte contient un zigzag de papier filtre, de l'eau et de la nourriture traitée *ad libitum*. Il y a 6 à 8 répétitions par produit. Chaque test permet d'évaluer (pour 4 femelles) :

- le nombre de femelles stériles : femelles qui ne portent pas d'oothèque le 20^e jour ;
- le nombre de jeunes éclos pour la 1^{re} oothèque.

Deux séries de tests ont été réalisées :

- F₁ : adultes issus de l'élevage de masse ;
- F₂ : adultes issus des tests de croissance précédents et qui ont donc été soumis au contact herbicide pendant leur développement larvaire.

f) Dans chaque essai, les animaux ont été répartis au hasard entre les différents traitements et les différentes répétitions, grâce à des tables de nombres au hasard (¹).

II. — RÉSULTATS

a) Croissance larvaire

1. — Mortalité larvaire.

Les résultats sont regroupés dans le tableau 1. Deux herbicides entraînent 100 p. 100 de mortalité : le paraquat et l'aminotriazole. L'analyse statistique des résultats pour les 19 autres traitements montre une différence significative au niveau 5 p. 100 (analyse de variance après transformation arc sinus $\sqrt{\text{des données}}$; $F = 1,96$). La p.p.d.s. (in SNEDECOR, 1971, p. 302) montre que l'adjonction de bentazone, dicamba, diuron, fenoprop et phenmédiphame a un effet favorisant sur la survie des larves. Cet effet n'est pas très sensible, et l'application d'autres tests statistiques comme le test de Newman et Keuls (in SNEDECOR, 1971, p. 304) ne montre pas de différences significatives.

2. — Durée de la croissance larvaire.

Le tableau 2 donne les moyennes des durées de développement larvaire, calculées pour chaque test et chaque sexe. L'analyse statistique n'indique aucune différence entre les traitements (analyse de variance : ♀ : $F = 1,39$; ♂ : $F = 0,97$.)

b) Potentiel de reproduction

Les résultats de la série F₁ (herbicide ingéré seulement pendant la vie adulte) se trouvent tableau 3.

Aucune mortalité des femelles ne s'est produite sauf avec le paraquat. La ponte

(¹) Je remercie M. KOBILINSKI, de la Station de Biométrie du C.N.R.A. qui m'a fourni ces tables et m'a apporté une aide appréciable dans l'interprétation statistique des résultats.

TABLEAU I

Mortalité larvaire

(Nombre d'adultes obtenus/100 larves)

				%
Témoin	85	68	71	100
Aminotriazole	0	0	0	0
Atrazine	87	84	81	112
Asulame	81	82	79	108
Bentazone	84	84	90	115
Carbétamide	77	84	74	105
Cycluron	77	62	67	92
2,4-D	82	78	81	108
Dicamba	90	82	87	120
Diphénamide	76	80	87	109
Diuron	85	89	84	115
Fenoprop	82	89	91	117
Ioxynil	79	80	84	109
Lenacile	78	80	60	97
Linuron	83	85	83	112
Oxadiazon	82	76	89	110
Paraquat	0	0	0	0
Phenmédiophame	84	89	88	117
Piclorame	96	69	80	110
Pyrazone	74	83	75	104
Terbutryne	85	80	83	111
Triallate	81	88	83	113

TABLEAU 2

Durée de développement larvaire (jours)

	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Témoin	32,0	31,6	33,8	32,9	31,4	31,5
Aminotriazole	—	—	—	—	—	—
Atrazine	32,1	33,1	31,6	32,4	33,7	32,4
Asulame	32,2	31,4	30,1	30,8	32,8	32,6
Bentazone	32,1	31,8	31,4	32,3	31,7	32,0
Carbétamide	32,4	31,7	32,0	31,5	31,6	31,1
Cycluron	32,8	31,7	34,0	33,1	33,0	33,6
2,4-D	31,6	31,7	33,1	32,5	33,4	33,2
Dicamba	31,1	32,3	31,1	32,3	31,8	31,4
Diphénamide	33,6	32,6	32,5	31,3	32,2	33,1
Diuron	34,2	33,0	31,9	31,5	31,8	30,9
Fenoprop	30,1	30,9	31,7	31,4	32,4	31,9
Ioxynil	34,2	32,8	31,9	31,4	31,9	32,0
Lenacile	32,1	31,3	33,8	34,5	32,4	31,6
Linuron	31,9	32,5	32,1	32,0	32,4	31,2
Oxadiazon	32,2	33,2	31,9	32,5	31,6	32,3
Paraquat	—	—	—	—	—	—
Phenmédiphame	32,3	32,5	32,1	31,6	32,0	31,3
Piclorame	32,2	31,0	30,7	31,7	31,5	31,6
Pyrazone	32,6	32,9	33,0	32,3	32,1	31,6
Terbutryne	32,2	31,5	32,0	31,5	32,3	32,4
Triallate	33,3	32,5	32,7	32,6	33,6	32,3

TABLEAU 3

*Potentiel de reproduction des femelles de Blattella germanica
nourries avec 1 000 p.p.m. d'herbicide pendant leur vie adulte
(Série F₁)*

	Nombre de femelles	Nombre d'oothèques	Nombre de jeunes (total)	%	Nombre de jeunes oothèques	%
Témoin	32	29	961	100	33,14	100
Aminotriazole	32	25	557	58	22,28	67
Atrazine	32	30	1 047	109	34,90	105
Asulame	32	30	992	103	33,07	100
Bentazone	32	28	986	103	35,21	106
Carbétamide	32	27	766	80	28,37	86
Cycluron	32	27	911	95	33,74	102
2,4-D *	32	30	1 021	106	34,03	103
Dicamba	32	27	948	99	35,11	106
Diphénamide	32	31	1 010	105	32,58	98
Diuron	32	29	900	94	31,03	94
Fenoprop	32	27	893	93	33,07	100
Ioxynil	32	29	1 012	105	34,90	105
Lenacile	32	28	974	101	34,78	105
Linuron	32	27	877	91	32,48	98
Oxadiazon	32	28	911	95	32,53	98
Paraquat	32	0	0	0	0	0
Phenmédiphame	32	30	983	102	32,77	99
Piclorame	32	31	1 102	115	35,55	107
Pyrazone	24	21	752	104	35,81	108
Terbutryne	32	28	952	99	34,00	102
Triallate	32	30	1 025	107	34,17	103

TABLEAU 4

*Potentiel de reproduction des femelles de Blattella germanica
nourries avec 1 000 p.p.m. d'herbicide pendant leur vie larvaire et adulte
(Série F₂)*

	Nombre de femelles	Nombre d'oothèques	Nombre de jeunes (total)	%	Nombre de jeunes oothèques	%
Témoin	28	26	880	100	33,84	100
Aminotriazole	—	—	—	—	—	—
Atrazine	24	23	772	102	32,17	95
Asulame	32	31	905	90	29,19	86
Bentazone	32	31	892	89	28,77	85
Carbétamide	32	30	833	83	27,77	82
Cycluron	32	32	923	92	28,84	85
2,4-D	32	28	940	94	33,57	99
Dicamba	32	30	805	80	26,83	79
Diphénamide	32	30	841	84	28,03	83
Diuron	32	31	856	85	27,61	82
Fenoprop	32	32	899	89	28,09	83
Ioxynil	32	32	1 042	104	32,56	96
Lenacile	32	30	844	84	28,13	83
Linuron	32	28	671	67	23,96	71
Oxadiazon	32	29	849	84	29,28	86
Paraquat	—	—	—	—	—	—
Phenméthiphame	32	28	892	89	31,86	94
Piclorame	32	30	968	96	32,27	95
Pyrazone	32	31	969	96	31,26	92
Terbutryne	32	31	1 047	104	33,77	100
Triallate	32	32	1 027	102	32,09	95

est normale avec tous les autres produits (nombre de femelles stériles : $\chi^2 = 15,90$).

L'analyse statistique du nombre de jeunes par oothèque indique une différence significative entre traitements, due uniquement à l'aminotriazole ($F = 2,95$; p.p.d.s. = 7,87).

Le tableau 4 fournit les renseignements correspondants pour les individus de la série F_2 (herbicide ingéré pendant la vie larvaire et adulte), sauf pour l'aminotriazole et le paraquat, qui, nous l'avons vu, sont toxiques pour les larves. Aucune mortalité des femelles n'a été enregistrée pendant le test. La ponte est normale (nombre de femelles stériles : $\chi^2 = 20,38$) et le nombre de jeunes par oothèque n'est pas significativement différent entre les traitements ($F = 1,38$).

III. — DISCUSSION

Sur les 21 substances testées, deux sont toxiques pour les larves, l'aminotriazole et le paraquat, qui provoquent 100 p. 100 de mortalité à la dose considérée. Le paraquat entraîne également la mort des adultes, tandis que l'aminotriazole induit seulement une stérilité significative des femelles.

Les 19 autres herbicides sont faiblement toxiques : les tests statistiques n'indiquent des différences significatives qu'au niveau de la croissance larvaire, pour cinq d'entre eux : dicamba, bentazone, diuron, fenoprop, phenmédiphame. Ces cinq produits pourraient avoir une légère influence favorisante sur la croissance qui demanderait à être confirmée par des tests supplémentaires.

Il existe trop peu de travaux systématiques consacrés à ce sujet pour nous permettre des comparaisons aisées ; les effets toxiques des herbicides sur les insectes n'apparaissent que dans des cas particuliers, citons la toxicité du paraquat pour l'Abeille (MORTON *et al.*, 1974) ou celle d'un mélange d'herbicides pour les piérides (MORDOVETS et NAZARENKO, 1973). En outre, il ne semble pas que les herbicides exercent des effets sublétaux très prononcés, tels que chimiostérilisation ou tératogénèse. Déjà BORKOVEC (1967) avait testé quelques s-triazines comme chimiostérilisants de la Mouche domestique et n'avait trouvé aucun produit efficace. La seule mention d'un effet cytogénétique est due à DÄVRING *et al.* (1971) concernant l'action du 2, 4, 5-T sur l'embryogenèse de *Drosophila*.

Des contributions importantes à l'étude de ces effets secondaires des herbicides, sont dues à GODAN (1969, 1970, 1972), qui a suivi pendant dix générations le comportement et l'évolution de populations de *Drosophila* sur un milieu contenant des concentrations variées d'herbicide. Il a pu ainsi démontrer, par exemple, l'action stimulante de l'ioxynil à 50 p.p.m., tandis que le 2,4-D est sans effet à 150 p.p.m. et que l'atrazine (300 p.p.m.) amène l'extinction de la souche.

Si l'action létale ou sublétale des herbicides apparaît peu caractérisée par des critères de croissance ou de fécondité, leur interférence avec certains traitements insecticides, ou avec le métabolisme des insecticides, pourraient être des phénomènes non négligeables ; les travaux de LICHTENSTEIN *et al.* (1973), LIANG *et al.* (1974), KRIEGER *et al.* (1973) sont des indications en ce sens.

SUMMARY

AFTER-EFFECTS OF PESTICIDES USED IN AGRICULTURE.

II. ACTION OF SOME HERBICIDES ON THE GROWTH
AND THE FECUNDITY OF *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

Various parameters characterizing larval growth and reproduction potential are determined in cockroaches (*Blattella germanica* (L.)) reared on a food including 1 000 p.p.m. herbicide. Among the twenty one products tested, paraquat has a lethal effect on adults and larvae whereas aminotriazole is toxic for larvae and reduces adult fecundity. The other products tested have a negligible influence on the growth and reproduction of *Blattella germanica*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BORKOVEC A. B., LA BRECQUE G. C., DE MILO A. B., 1967. S-triazine herbicides as chemosterilants of house flies. *J. econ. Entomol.*, **60**, 893-894.
- DAVRING L., SUNNER M., 1971. Cytogenetic effects of 2, 4, 5-trichlorophenoxy acetic acid on oogenesis and early embryogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, **68**, 115-122.
- GODAN D., 1969. Untersuchungen über den Einfluss der Herbizide auf *Drosophila melanogaster* Meig. Teil I : Populationsdichte, Entwicklungsdauer und Körpergrösse im Verlauf von zehn Generationen. *Z. ang. Zool.*, **56**, 89-117.
- GODAN D., 1970. Untersuchungen über den Einfluss der Herbizide auf *Drosophila melanogaster* Meig. Teil II : Das Verhalten legeaktiver Weibchen. *Z. ang. Ent.*, **66**, 225-235.
- GODAN D., 1972. Vorläufige Versuchsergebnisse zur Herbizid-Resistenz bei *Drosophila melanogaster* Meig. *Nachrbl. dtsh. Pflanzenschutz*, **24** (3), 38-40.
- KRIEGER R. I., LEE P. W., BLACK A., FUKUTO T. R., 1973. Inhibition of microsomal aldrin epoxidation by diquat and several related bipyridylum compounds. *Bull. Environ. Cont. Toxicol.*, **9** (1), 1-3.
- LIANG T. T., LICHTENSTEIN E. P., 1974. Synergism of insecticides by herbicides effect of environmental factors. *Science*, **186**, 4169, 1128-1130.
- LICHTENSTEIN E. P., LIANG T. T., 1973. Synergism of insecticides by herbicides. *Science*, **181**, 4102, 847-849.
- MORDOVETS A. A., NAZARENKO A. I., 1973. Mélange d'herbicides contre la pieride (R.). *Zashch. Rast.*, **12**, 44-45.
- MORTON H. L., MOFFETT J. O., MARTIN R. D., 1974. Influence of water treated artificially with herbicides on honey bee colonies. *Environ. Entom.*, **3** (5), 808-812.
- RIVIÈRE J.-L., 1976. Les effets secondaires des pesticides agricoles. I. Action de quelques fongicides sur le développement et la fécondité de *Blattella germanica* (L.). *Ann. Zool. Écol. anim.*, **8** (sous presse).
- SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1971. Méthodes statistiques. *A.C.T.A.*, Paris.

L'ÉLEVAGE LARVAIRE DE DEUX PRÉDATEURS APHIDIOPHAGES (*CHRYSOPA CARNEA* STEPH., *CHRYSOPA PERLA* L.) A L'AIDE DE DIFFÉRENTS MILIEUX ARTIFICIELS

F. BIGLER, A. FERRAN et J.-P. LYON

avec la collaboration technique d'Anne-Marie LAVERGNE et Marie-Madeleine LARROQUE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

Trois milieux artificiels différents (milieux de PONOMAREVA et BEGLIAROV, de VANDERZANT et de FERRAN) ont été proposés à de jeunes larves de 2 espèces de chrysopes, *Chrysopa carnea* STEPH. et *Chrysopa perla* L. D'une manière générale, *C. carnea* se développe mieux sur ces milieux que *C. perla*.

Le milieu de VANDERZANT, qui est particulièrement bien adapté à cette première espèce, a permis pour la première fois d'obtenir des adultes de *C. perla* à partir de jeunes larves maintenues dans des conditions alimentaires strictement artificielles. Des adultes de *C. carnea* ont été également obtenus à partir de larves recevant uniquement le milieu de FERRAN. En revanche, dans nos essais, le milieu de PONOMAREVA et BEGLIAROV, tel que nous avons pu le reproduire, ne convient pas à ces deux chrysopes.

INTRODUCTION

L'un des facteurs limitant l'utilisation massive des prédateurs aphidiphages pour la lutte biologique réside dans la complexité de leur technique de production qui nécessite simultanément, la culture d'une plante et l'entretien d'une population hôte importante. La simplification de cette chaîne trophique, en particulier, l'alimentation directe de ces auxiliaires à l'aide de milieux artificiels, faciliterait leur élevage à grande échelle.

A l'heure actuelle, les espèces prédatrices qui sont produites dans de telles conditions trophiques sont caractérisées par des exigences alimentaires naturelles assez souples. C'est le cas notamment pour *Coleomegilla maculata* DE GEER (Col. *Coccinellidae*) qui se nourrit essentiellement de miel et de pollen (ATALLAH, 1966) et pour *Chrysopa carnea* STEPH. (Névropt. *Chrysopidae*) qui, à l'état larvaire, consomme aussi bien des pucerons que des œufs et des chenilles de différents lépidoptères (BUTLER,

1971) tandis que les adultes peuvent être nourris de miel et de pollen. Par contre, les espèces prédatrices réellement aphidiphages sont encore élevées à l'aide de pucerons. Il en est ainsi, en particulier, pour *Chrysopa perla* L., espèce dont l'intérêt en lutte biologique sous serre a été mis en évidence à la Station d'Antibes (LYON, 1973). Compte tenu des perspectives d'utilisation de cette chrysope dans la lutte contre certains pucerons des plantes maraîchères, nous avons essayé de simplifier sa production au laboratoire en élevant les larves à l'aide de 3 milieux artificiels différents : les deux premiers ont été mis au point respectivement en U.R.S.S. (PONOMAREVA et BEGLIAROV, 1973) et aux U.S.A. (VANDERZANT, 1969-1973) pour *C. carnea*. Le troisième est étudié, au niveau de la Station, en vue de l'élevage d'une coccinelle aphidiphage, *Adonia II notata* SCHN. (FERRAN, 1975-1976).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. I. — Les milieux artificiels

Le milieu proposé par PONOMAREVA et BEGLIAROV (tabl. 1) est caractérisé par la présence d'une poudre de papillon (*Sitotroga cerealella* OLIV. ⁽¹⁾). L'origine et la nature de certains de ses constituants n'étant pas toujours bien précisées dans le texte original, le milieu que nous avons

TABLEAU I

Composition du milieu russe selon la description originale
et du milieu dérivé tel que nous l'avons reconstitué (M₁)

Milieu russe original	Milieu dérivé du précédent (M ₁)
1. Poudre de <i>S. cerealella</i> (adultes)..... 5,3 g	Poudre de <i>S. cerealella</i> (adultes)..... 5,3 g
2. Miel 3,0 ml	Miel liquide (d'acacia) 4,0 g
3. Lait 5,0 ml	Lait complet stérilisé 4,0 ml
4. Caséine 0,5 g	Caséine alcalisoluble (Merck) 0,5 g
5. Peptone 0,5 g	Peptone de caséine (Merck). 0,5 g
6. Autolysat de levure de bière 5,0 ml	Levure de bière (N.B.C.) .. 0,5 g
7. Vitamines 0,5 ml	Vitamines (Merck) 0,5 ml
8. Tocophérol 20 p. 100 . 1 gout.	DL. d. Tocophérol acétate (Merck) 0,05 ml
9. Acide ascorbique 0,05 g	A. ascorbique (Merck) 0,05 g
10. Eau distillée 3,2 ml	Eau distillée 3,2 ml

1. Cette poudre est constituée par les abdomens débarrassés des écailles, déshydratés et finement broyés. En U.R.S.S., *S. cerealella* est un sous-produit des élevages de Trichogrammes.

7. Le mélange de vitamines est obtenu (d'après les auteurs russes) en dissolvant dans 100 ml d'eau distillée : 400 mg d'acide nicotinique, 200 mg de riboflavine, 100 mg de thiamine, 400 mg de pantothenate de potassium que nous avons remplacé dans le milieu M₁, par du pantothenate de calcium, 8 mg de biotine, 1 000 mg d'inositol, 1 000 mg de chlorure de choline, 100 mg de pyridoxine, 100 mg d'acide folique et 800 mg de vitamine B₁₂.

⁽¹⁾ Nous remercions M. STOCKEL qui nous a fourni les *Sitotroga cerealella* destinés à la fabrication du milieu de PONOMAREVA et BEGLIAROV.

proposé à cette chrysope (milieu M_1) présente quelques différences par rapport à la formulation des auteurs soviétiques. Cet aliment qui a une consistance pâteuse, est offert directement aux larves.

Le milieu de VANDERZANT qui est de type méridique (au sens de DOUGHERTY, 1959), se présente au contraire, sous une forme liquide. Dans la formule originale nous avons remplacé le mélange de vitamines pures par un mélange préparé à l'avance (« Vitamins Diet Fortification Mixture » de N.B.C.) qui contient, en plus des vitamines hydrosolubles, des vitamines liposolubles (Vitamines A, D et E), de la ménadione, de la choline, de l'inositol et du glucose. Ce deuxième milieu (milieu M_2) est offert aux larves par l'intermédiaire d'un coton dentaire alors que l'auteur utilise des fragments d'éponge.

TABLEAU 2

Composition du milieu artificiel M_2

(Il diffère du milieu de VANDERZANT par la nature et la concentration des substances entrant dans la composition de la fraction vitaminique)

Substances	Quantités
Hydrolysats enzymatique de caséine (Merck) (g)	5,0
Hydrolysats enzymatique de soja (N.B.C.) (g)	5,0
Fructose (Merck) (g)	15,0
K_2HPO_4 (Merck) (g)	0,16
NaH_2PO_4 , H_2O (Merck) (g)	0,08
$MgSO_4$, $7H_2O$ (Merck) (g)	0,05
$FeSO_4$, H_2O (Merck) (g)	0,005
Huile et lécithines de soja (N.B.C.) (g)	0,50
Cholestérol (Merck) (g)	0,05
Vitamines (N.B.C.) (g)	2,0
Choline (Carlo Erba) (g)	0,05
Inositol (Merck) (g)	0,02
Eau distillée (ml)	120

Le milieu artificiel qui est étudié à la Station d'Antibes en vue de la production de la coccinelle *A. II notata* est également de type méridique (tabl. 3). Celui qui a été proposé aux chrysopes (milieu M_3) se différencie de l'original par l'absence de substances anti-bactériennes et anti-cryptogamiques. La présentation aux larves se fait dans des conditions identiques à celles du milieu américain.

I. 2. — *Protocole*

Les résultats fournis par l'alimentation artificielle (milieux M_1 , M_2 et M_3) des larves de *C. perla* ont été comparés à ceux provenant soit d'individus de la même espèce mais recevant des pucerons (mélange d'*Aphis fabae* scop. et de *Myzus persicae* sulz.), soit de larves de *C. carnea* élevées dans les 4 conditions trophiques ci-dessus mentionnées.

Chaque milieu artificiel est proposé à des lots de jeunes larves qui sont placées individuellement dès l'éclosion dans des boîtes en plastique ($\varnothing$ 3 cm, h. 1,5 cm) dont le couvercle est muni d'un orifice grillagé. Leur nourriture est renouvelée quotidiennement et leur évolution est contrôlée deux fois par jour.

L'étude du développement larvaire de ces 2 chrysopes en présence d'une alimentation aphidienne (larves témoins) a été réalisée dans des conditions identiques aux précédentes.

Les expériences sont faites dans une enceinte climatisée : température : $21^\circ \pm 1$; humidité relative : 60 à 70 p. 100 ; photopériode comportant 16 heures d'éclairement.

I. 3. — *Critères*

Pour estimer l'influence de ces différents régimes alimentaires sur la croissance larvaire de ces deux chrysopes, nous avons utilisé les critères suivants : la durée moyenne de chaque stade, les pourcentages de mortalité à chaque étape du développement larvaire, le poids moyen des cocons

et le pourcentage d'adultes obtenus. Ces pourcentages sont calculés par rapport au nombre initial de larves mises en expérience.

Les résultats sont exprimés à l'aide de la valeur moyenne et de l'intervalle de confiance au seuil 5 p. 100.

TABLEAU 3

Composition du milieu artificiel M₃

(Il diffère du milieu original
par l'absence de substances anti-bactériennes et anti-cryptogamiques)

Substances	Quantités	Substances	Quantités
Glucose (Carlo Erba) (g)	2,5	L. sérine (mg)	210
Saccharose (<i>idem</i>) (g)	2,5	L. thréonine (mg)	160
Extrait de viande (Merck) (mg)	657	L. tryptophane (mg)	50
Hydrolysate de levures (N.B.C.) (mg) ...	657	L. tyrosine (mg)	100
Hydrolysate acide de caséine (Merck) (mg)	657	L. valine (mg)	200
Levures de bière désamérisées (Vita- levor) (mg)	657	Ac. palmitique (mg)	80
L. alanine* (mg)	100	Ac. stéarique (mg)	50
L. arginine (mg)	120	Ac. oléique (Carlo Erba) (mg)	200
Cystéine (mg)	50	Cholestérol (Merck) (mg)	65
Ac. L. Glutamique (mg)	220	Carotène (Merck) (mg)	100
Glycine (mg)	200	Lécithines (Merck) (mg)	100
L. histidine (mg)	80	Tween Bo (N.B.C.) (ml)	1
L. isoleucine (mg)	150	« Vitamin diet fortification mixture » (N.B.C.) (mg)	200
L. leucine (mg)	220	Sel de Wesson (N.B.C.) (mg)	500
L. lysine (mg)	100	Solution complexe (Ag, Co, Cu, Li, Mn, S, Zn) (Pharmacie) (ml)	2
DL. méthionine (mg)	80	Eau distillée (ml)	100
L. phényl-alanine (mg)	210	pH ramené à 7 à l'aide de potasse (4 N) ..	
L. proline (mg)	120		

* Tous les acides aminés et les acides gras, exception faite de l'acide oléique, proviennent de la firme Merck.

2. — RÉSULTATS

2. 1. — Chez *Chrysopa carnea* STEPH. (tabl. 4)

Chez *C. carnea*, le cycle évolutif complet est obtenu avec les milieux dérivés du milieu de VANDERZANT (M₂) et de FERRAN (M₃). Le milieu M₂ donne des résultats comparables à ceux observés par son auteur, notamment en ce qui concerne la durée du développement larvaire (23 jours en moyenne) et le pourcentage d'adultes obtenus (55 p. 100).

Le milieu FERRAN (M₃) provoque, par rapport au précédent, une augmentation très sensible de la durée du développement larvaire (38,9 jours en moyenne), une diminution du poids des cocons (6,76 mg en moyenne) et une chute très nette du rendement en imagos (7,5 p. 100). Dans ces conditions alimentaires (milieu M₃),

la mortalité se situe principalement pendant le premier stade larvaire et au moment du tissage du cocon de nymphose alors que dans les lots de larves recevant le milieu de VANDERZANT (M_2), la mortalité est échelonnée sur l'ensemble du développement larvaire.

TABLEAU 4

Résultats concernant l'élevage des larves de *C. carnea*
à l'aide des milieux de PONOMAREVA et BEGLIAROV (M_1),
de VANDERZANT (M_2) et de FERRAN (M_3)

Critères biologiques	Milieu M_1	Milieu M_2	Milieu M_3	Témoins (pucerons)
1. Durée moyenne (en jours) du :				
1 ^e stade larvaire	22	8,40 $\pm$ 0,49	11,80 $\pm$ 0,30	4,38 $\pm$ 0,49
2 ^e stade larvaire	15*	7,49 $\pm$ 0,23	14,33 $\pm$ 0,80	4,06 $\pm$ 0,22
3 ^e stade larvaire	—	7,74 $\pm$ 0,50	12,78 $\pm$ 0,80	5,76 $\pm$ 0,58
Stade nymphal.....	—	13,10 $\pm$ 0,45	13*	11,20 $\pm$ 0,26
2. P. 100 de larves terminant le :				
1 ^{er} stade larvaire	7,5	90	67,5	93
2 ^e stade larvaire	5,0	73	37,5	87
3 ^e stade larvaire	—	73	22,5	85
3. Poids moyen des cocons (mg) ..	—	8,30 $\pm$ 0,16	6,76 $\pm$ 0,30	9,25 $\pm$ 0,39
4. P. 100 d'adultes obtenus	—	55,0	7,5	72,7
Nbre initial de larves par régime alimentaire.....	40	40	40	55

* Les résultats sont fournis sans l'intervalle de confiance, étant donné le petit nombre de larves qui ont atteint le stade correspondant.

La valeur alimentaire du milieu russe reconstitué (milieu M_1) est très inférieure à celle annoncée par les auteurs pour le milieu original puisque dans nos essais, les larves n'ont pas dépassé le deuxième stade.

Des 3 milieux étudiés, seul le milieu dérivé de celui de VANDERZANT (milieu M_2) permet d'obtenir des adultes avec un rendement convenable (55 p. 100). Toutefois, il entraîne, par comparaison à la nourriture naturelle (pucerons), un ralentissement de la croissance larvaire et une réduction du poids des cocons.

2. 2. — Chez *Chrysopa perla* L. (tabl. 5)

Chez *C. perla*, le milieu de VANDERZANT (M_2) permet d'obtenir pour la première fois des adultes mais le rendement est très faible (2,5 p. 100). La durée du développement larvaire est approximativement 3 fois plus grande que dans le lot témoin (nourriture aphidienne).

Les larves mises en présence du milieu FERRAN (M_3) franchissent la première

mue avec un rendement de 62 p. 100 qui est supérieur à celui obtenu avec le milieu de VANDERZANT (M_2) (37,5 p. 100) dans un délai comparable à celui observé avec ce dernier milieu (11,60 et 11,20 jours respectivement), mais meurent sans exception au cours du deuxième stade.

TABLEAU 5

Résultats concernant l'élevage des larves de *Chrysopa perla* à l'aide des milieux de PONOMAREVA et BEGLIAROV (M_1), de VANDERZANT (M_2) et de FERRAN (M_3)

Critères biologiques	Milieu M_1	Milieu M_2	Milieu M_3	Témoins (pucerons)
1. <i>Durée moyenne (en jours) du :</i>				
1 ^{er} stade larvaire	—	11,20 $\pm$ 0,87	11,60 $\pm$ 0,59	3,92 $\pm$ 0,16
2 ^e stade larvaire	—	12,60 $\pm$ 0,89	—	3,45 $\pm$ 0,48
3 ^e stade larvaire	—	14,10 $\pm$ 1,17	—	7,37 $\pm$ 0,48
Stade nymphal.....	—	22	—	19,69 $\pm$ 0,54
2. <i>P. 100 de larves terminant :</i>				
1 ^{er} stade larvaire	—	37,50	62	81,50
2 ^e stade larvaire	—	30,00	—	80,0
3 ^e stade larvaire	—	17,50	—	78,41
3. <i>Poids moyen des cocons (mg) ..</i>	—	9,52	—	13,20 $\pm$ 1,15
4. <i>P. 100 d'adultes obtenus</i>	—	2,5	—	75,62
Nbre initial de larves par milieu alimentaire.....	40	40	40	40

Les jeunes larves recevant le milieu russe modifié (M_1) meurent au cours du premier stade. L'étude détaillée de ses constituants et l'essai de nombreuses variantes telles que la modification de la granulométrie de la poudre de papillon, le remplacement de *S. cerealella* par *Anagasta kuehniella* ZELL. (Lepid. Phycitidae), la complémentation du miel par du fructose, la suppression du lait, le remplacement de la caséine et de la peptone par d'autres sources azotées (hydrolysats de caséine, de soja, peptone de soja), l'essai de différentes levures (extrait, hydrolysats de levure de bière, levures de boulangerie), la substitution du mélange vitaminique formulé par les auteurs russes par un mélange préparé à l'avance (« Vitamins Diet Fortification mixture » de N.B.C.) n'ont pas apporté d'amélioration sensible de la valeur alimentaire de ce milieu (M_1) par rapport aux résultats précédemment mentionnés (BIGLER, rapport de stage non publié).

L'origine de l'échec observé avec le milieu russe modifié (M_1) paraît difficile à déterminer compte tenu des imprécisions contenues dans la formulation du milieu original. Toutefois, bien que ces auteurs aient montré que dans leurs conditions la poudre de *S. cerealella* est indispensable au développement larvaire de *C. carnea*, nous avons constaté que l'addition de cette poudre au milieu de VANDERZANT modifié (M_2) se traduit par la mort de toutes les larves de cette espèce de chrysope au cours du premier stade (BIGLER, rapport de stage non publié).

3. — CONCLUSIONS

La réponse de *C. carnea* et *C. perla* à 3 types d'aliments artificiels varie suivant l'espèce et pourrait dépendre de leur spécialisation alimentaire naturelle. *C. carnea*, espèce prédatrice polyphage, s'élève plus facilement sur milieu artificiel que *C. perla*, qui paraît davantage inféodée aux pucerons.

Des 3 milieux étudiés, le milieu de VANDERZANT (M_2) donne les meilleurs rendements en adultes (*C. carnea* : 35 p. 100 ; *C. perla* 2,5 p. 100). Le milieu de FERRAN (M_3) permet uniquement l'obtention d'adultes de *C. carnea* (7,5 p. 100) tandis que, dans nos essais, le milieu dérivé de PONOMAREVA et BEGLIAROV (M_1) ne convient pas à ces deux espèces.

Par rapport à des larves témoins recevant un mélange de 2 espèces aphidiennes, l'utilisation du milieu M_2 et *a fortiori* du milieu M_3 , se traduit également par une augmentation de la durée du développement larvaire et une diminution du poids des cocons.

Alors que dans certains pays le milieu de VANDERZANT est déjà utilisé pour l'élevage massif de *C. carnea*, son application à des espèces prédatrices dont le régime alimentaire est plus spécialisé ne peut se faire directement mais nécessite en fait des recherches complémentaires.

Reçu pour publication en juillet 1976.

SUMMARY

REARING OF LARVAE TWO APHIDOPHAGOUS PREDATORS

(*CHRYSOPE CARNEA* STEPH. AND *CHRYSOPE PERLA* L.), ON THREE ARTIFICIAL DIETS

Three different artificial diets (PONOMAREVA and BEGLIAROV, 1973 ; VANDERZANT, 1969 and FERRAN) are given to first instar larvae of two different species of *Chrysopa* (*Chrysopa carnea* STEPH. and *C. perla* L.). The study of larval development with the three different diets shows that *C. carnea* generally develops better than the other species. For the first time, adults of *C. perla* are obtained with VANDERZANT's diet, which is a good diet for *C. carnea*. Adults of *C. carnea* are also obtained from larvae reared on FERRAN's diet. However, PONOMAREVA and BEGLIAROV's diet did not allow the development of the larvae of *C. carnea* and *C. perla* in our experimental conditions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATALLAH Y. H., 1966. Ecological and nutritional studies on *Coleomegilla maculata* DE GEER (Coleoptera : Coccinellidae). I. — The development of an artificial diet and a laboratory rearing technique. *J. econ. Entomol.*, **59** (5), 1173-1179.
- BUTLER G. D., 1971. Laboratory studies of the searching capacity of larvae of *Chrysopa carnea* STEPH. for eggs of *Heliothis* spp. *J. econ. Entomol.*, **64** (6), 1459-1461.
- DOUGHERTY E. C., 1959. Introduction to axenic culture of invertebrate metazoa : A goal. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **77**, 27, 54.

- FERRAN A., 1975 a. L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage *Adonia 11 notata* SCHN. (Col. *Coccinellidae*). I. — Étude préliminaire sur le rôle d'une fraction azotée complexe et d'un mélange d'acides aminés. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **7** (1), 1-12.
- FERRAN A., 1975 b. L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage *Adonia 11 notata* SCHN. (Col. *Coccinellidae*). II. — Influence de différents aliments azotés sur le développement post-embryonnaire. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **7** (3), 311-319.
- LYON J.-P., 1973. Utilisation des entomophages pour la limitation des populations aphidiennes en serre. *Bull. OILB/SROP*, **4**, 47-49.
- PONOMAREVA J. A., BEGLIAROV G. A., 1973. Recherche d'un milieu alimentaire artificiel pour les élevages de *Chrysopa carnea* STEPH. (en russe, traduction I.N.R.A.). *Voproc. Zachtch. Rast.*, **2**, 67-78.
- VANDERZANT E. S., 1969. An artificial diet for larvae and adults of *C. carnea* an insect predator of crop pest. *J. econ. Ent.*, **62** (1), 256-257.
- VANDERZANT E. S., 1973. Improvements in the rearing diet for *C. carnea* and the amino acid requirements for growth. *J. econ. Ent.*, **66** (1), 336-337.
-

L'ACTION DU FEU CONTROLÉ EN PRAIRIES PERMANENTES CONSÉQUENCES SUR LES BIOCÈNOSES ANIMALES

Germaine RICOU

avec la collaboration technique de C. DOUYER

*Laboratoire de Zoologie, I. N. R. A.-I. S. H. N.
Institut Scientifique de Haute-Normandie,
16, rue Dufay,
76100 Rouen*

RÉSUMÉ

La possibilité d'une remise en valeur de prairies permanentes dégradées par le passage du feu contrôlé a été étudiée au cours de deux essais.

Le matériel employé est un brûleur tracté alimenté au propane ; la consommation s'élève à 140 kg de gaz à l'ha. Le passage du feu provoque la déshydratation de l'herbe ; l'élévation de température est de très courte durée.

Ses effets ont été analysés dans deux milieux différents, à la fois sur le sol, la composition floristique et la zoocénose. L'importance de la date du brûlage sur la dynamique des populations d'Invertébrés et sur la diversité spécifique a été démontrée. Effectué début avril, le brûlage n'a pas d'effet sur la zoocénose, alors qu'il peut se révéler un facteur actif de modification de la phytocénose. En début juin, au contraire, il a un effet réducteur sur la démographie des populations dominantes de la prairie, dans la strate herbacée. Au début de septembre, il est plus actif sur les populations vivant au sol car il a tendance à déclencher un feu de litière ; en ce sens, il est à éviter, sauf pour résoudre des cas particuliers.

Le procédé apparaît, donc, comme pouvant être utilisé à des fins diverses. Le feu est un outil souple à condition de bien connaître les données de l'écosystème sur lequel il est appliqué. Il peut contribuer à rééquilibrer des systèmes prairiaux désorganisés.

Un certain nombre de prairies permanentes du Nord-Ouest apparaissent dégradées faute d'un mode de gestion correct. Le développement des plantes adventices, la présence d'une litière trop abondante et mal recyclée dans le milieu, des densités trop élevées de populations d'insectes phytophages liés au surpâturage, sont les signes de cette dégradation. Des techniques de retournement et de resemis sont applicables en pareil cas, mais, sous certaines conditions, des procédés moins onéreux et qui modifient moins brutalement les facteurs écologiques peuvent être envisagés.

C'est le cas du brûlage contrôlé au gaz propane, déjà utilisé dans quelques pays européens pour l'entretien des cultures et aux États-Unis pour le traitement de populations de charançons dans les luzernières.

Un premier système de brûleurs fut construit utilisant le gaz propane pour la mise en place d'un essai, la partie technique du brûlage étant prise en charge par la Société Primagaz. Le but du projet était de déterminer l'impact d'un brûlage contrôlé sur une vieille prairie et plus particulièrement sur sa biocénose animale ; il fut mis en place durant trois ans, de 1969 à 1971 et suivi d'un second projet de 1972 à 1974, comportant une étude plus complète de l'écosystème, au niveau du climat et de la biocénose végétale ; parallèlement, l'appareillage était mis au point et la technique de brûlage perfectionnée.

1. — *Méthodologie et caractéristiques du matériel*

Les deux essais ont été implantés dans l'ancien marais de Saint-Martin-de-Boscherville (Seine-Maritime) sur des prairies de 1 ha. La première est située en bordure de Seine sur un ancien dragage à fond de sable coquillier, mal exploité en pâture ; la seconde, mieux exploitée, est établie à l'intérieur du marais, sur un sol plus humifère. Il faut mentionner quelques séquences d'inondation : mars 1970 pour la première, mars 1974 pour la seconde.

La mise au point de l'appareillage et l'obligation de déterminer la date du brûlage ont conduit à un schéma expérimental assez complexe.

1. 1. — *Méthodologie du premier essai.*

On adopta le principe de brûler le milieu chaque année, l'été.

En 1969 les difficultés de mise au point du matériel ont conduit à procéder à deux brûlages : le 5 août avec une seule rampe, le 9 septembre, avec une double rampe de brûleurs. Des relevés floristiques, une étude de la production primaire et de la dynamique des populations entomologiques étaient réalisés comme suit : 100 lancers d'anneau (méthode de Vries) ; coupe de 8 échantillons d'herbe totalisant 2 m² ; prélèvements faunistiques par séries de 10 carrés de 3,50 m dans un quadrillage de 160 carrés, au cylindre et filet-fauchoir mixtes (RICOU, 1967). Une prairie voisine dont la dynamique des populations avait fait l'objet d'une étude de base servait de référence.

En 1970, le brûlage fut de nouveau opéré l'été, le 27 juillet, et une bande de protection de 10 m fut également brûlée, pour éviter une réinfestation trop rapide de la parcelle par les insectes voisins. Les mêmes contrôles furent effectués.

En 1971, la date du brûlage fut avancée au 4 juin, sur la base de références bibliographiques qui assimilent le brûlage à une fauchaison (DAUBENMIRE, 1968). La bande de protection brûlée fut élargie à 20 m, le traitement reçut une application d'engrais, les bandes témoins également. Les mêmes contrôles furent effectués.

1. 2. — *Méthodologie du deuxième essai.*

Dans le but de nous placer dans les conditions d'une utilisation agricole du procédé, le choix de la parcelle d'expérimentation s'est porté sur une prairie pâturée de l'intérieur du marais. Il a été décidé de procéder au brûlage dès la reprise de la végétation (début avril) pour simuler un déprimage et de garder le même schéma pendant trois ans. La prairie (150 × 60 m) a été partagée en quatre parties avec traitements croisés brûlage × apport d'engrais (fig. 1.). Un exclos reproduisant les quatre traitements a été aménagé au centre, avec un poste météorologique au sol et un tube piézométrique ; hors pâture, il était destiné aux relevés floristiques et aux coupes d'herbe.

Le brûlage a eu lieu tous les ans, entre le 4 et le 13 avril ; il a été suivi d'un épandage d'engrais aux doses suivantes (par ha) : 320 kg binaire P-K et 120 kg ammonitrate 33,5 p. 100.

Les conséquences du brûlage sur le sol et sur la végétation ont été analysées d'une manière plus précise ; les relevés faunistiques, au contraire, ont été restreints en nombre à des séries de 10 répartis par moitié sur les parties sans engrais, brûlée et non brûlée.

1. 3. — *Matériel. Caractéristiques du brûlage et températures.*

Le matériel a été construit sur place. Un tracteur de 20 CV fut équipé de deux bouteilles de propane, pour tracter et alimenter une rampe à gaz, composée de cinq brûleurs avec un dispositif de relevage, munis de réflecteurs dirigeant la flamme vers le sol, sous un angle d'environ 70°. Ils passent à 25 cm du sol.

Le propane liquide est vaporisé dans un détendeur ; le gaz circule dans des échangeurs tubulaires vers un collecteur qui le répartit dans la rampe de brûleurs secondaires (fig. 2). Chaque bouteille contient 35 kg de propane qui équivalent à 420 000 thermies ; la pression, à la sortie, est de 3 à 5 kg/cm².

Pour une rampe de cinq brûleurs, large de 2,70 m, la consommation lors des essais de 1969 était de quatre bouteilles à l'hectare, soit 140 kg. La vitesse de passage est de 2 km/h (presque doublée en 1974). Il faut compter un changement de bouteille toutes les 25 mn (prix d'une bouteille 38 F T.T.C., en 1973).

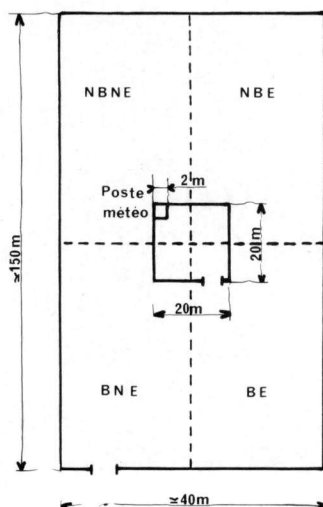


FIG. 1. — Dispositif expérimental de l'essai 2 :

- BE = brûlage + engrais
- BNE = brûlage, zéro engrais
- NBE = zéro brûlage + engrais
- NBNE = zéro brûlage, zéro engrais

Lors du premier essai en 1969, le brûlage fut très irrégulier, ce qui obligea à repasser sur l'herbe en passages croisés. La rampe de brûleurs secondaires fut alors doublée pour régulariser l'effet de la flamme sur l'herbe, la consommation restant la même ; les deux rampes sont espacées de 0,60 m.

Il restait à résoudre l'irrégularité du passage en hauteur due à la rugosité du terrain. Cet inconvénient fut réduit par l'adjonction d'un système télescopique qui permit aux rampes de suivre les accidents de terrain. Les bouteilles furent placées de chaque côté du tracteur pour un meilleur équilibrage (fig. 2). En même temps, la sécurité fut renforcée par protection des bouteilles et utilisation de tubulures en cuivre. Les flammes mesurent 25 cm.

L'opération est relativement rapide lorsque les conditions optimales sont observées : herbe sèche (éviter la rosée qu'il faut évaporer par un passage, ce qui double le coût), sol ressuyé pour éviter les bandes de tassement dues au passage des roues arrières du tracteur, herbe assez courte (printemps, ou après pâture l'été).

La température de la flamme atteint 1 250° à 1 300°C à l'émission (pointe du cône). Les contrôles des températures et de l'hygrométrie avant, pendant et après passage de la flamme, ont été répétés à chaque opération, avec des thermomètres sondes, une canne pyrométrique à thermocouple, un psychromètre à thermomètres sec et humide, un pocket-psychrometer électronique à aiguilles. Des thermo-hygromètres enregistreurs ont été laissés en place, après le brûlage.

Quinze séries de mesures ont été faites juste avant le brûlage et répétées juste après, au sol et à 5 cm de profondeur. Les prises de mesures à la sortie de la flamme et dans l'herbe ont été faites en accompagnant le passage de l'engin.

La perturbation induite par une flamme passant rapidement, dans une couverture végétale humide, est fugace (fig. 3). Au sol, les conditions varient peu et, en tous cas, beaucoup moins qu'en fonction de l'insolation. Il en est de même à l'intérieur du sol. L'hygrométrie relative reste importante par suite de l'évaporation qui accompagne le chauffage des végétaux. Dans l'herbe,

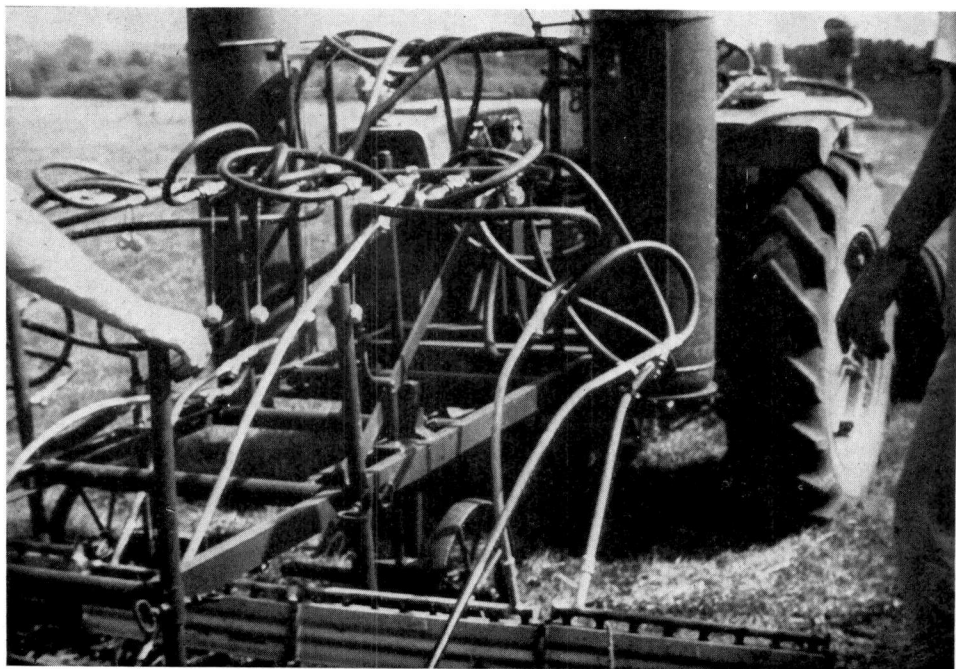


FIG. 2. — *Détail des brûleurs*

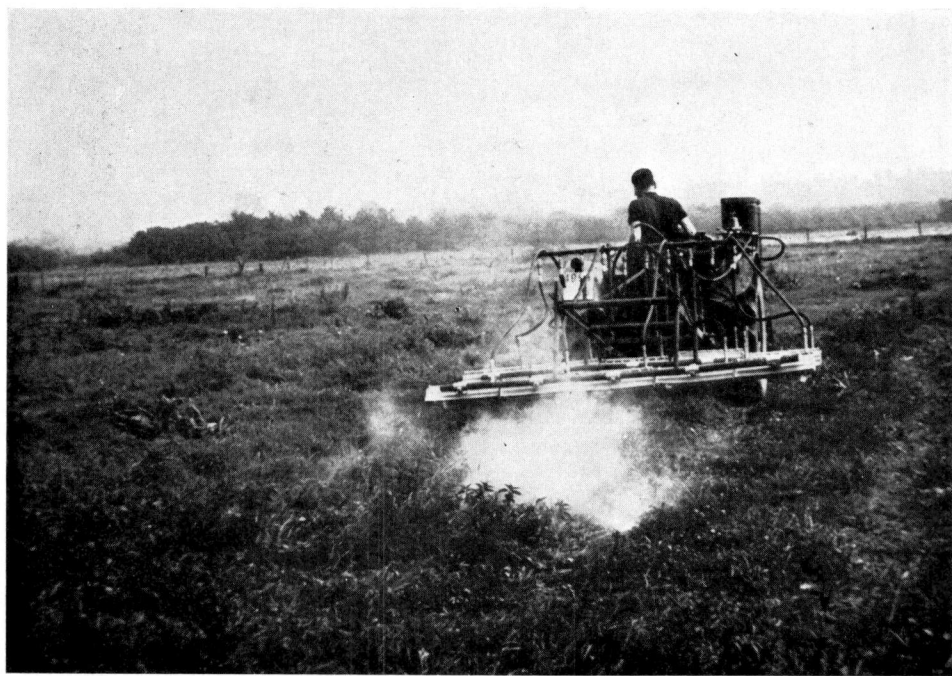


FIG. 3. — *Passage du feu contrôlé*

à 5 cm du sol, la température est très variable selon la hauteur à laquelle passent les brûleurs. Lorsque la première rampe passe, la température atteint 100°, mais elle augmente très rapidement sous l'effet de la deuxième rampe et, selon la hauteur du passage par rapport au sol, elle varie entre 150° et 420°.

En certains points où la litière prend feu en laissant une tache calcinée de cendres, la température dans les touffes d'herbe qui brûlent est de 400° dans les flammes. Ce phénomène s'est relativement peu produit en 1969 où la première quinzaine d'août a été marquée par un temps frais et pluvieux (61,4 mm d'eau en vallée ; 16°7). Par contre, en 1970, où le brûlage a été effectué en deux passages croisés, à 14 heures et 16 heures, dans une herbe haute de 20 cm, à température plus chaude (1 600°), les conditions apparaissent différentes (tabl. 1).

TABLEAU I

Action du brûlage sur les conditions du milieu : températures et hygrométrie relative moyennes, 1969-1970

Horizons	Températures			H R %	
	+ 5 cm	0 cm	— 5 cm	+ 5 cm	0 cm
Brûlage 9-9-1969					
Avant		26°9	22°5	90	72
Pendant	275° (150°-420°)				
Après		27°4	23°6	83	79
Brûlage 27-7-1970					
1 ^{er} passage (14 h)					
Avant		29°7 (1°7)	24°3 (1°3)		68 (9)
Après		32° (2°7)	23°7 (2°4)		76 (8)
2 ^e passage (16 h)					
Avant		30°6 (3°2)	25°3 (1°6)		77 (9)
Après		35°2 (3°1)	25° (1°7)		76 (5)

((σ) Écart-type des températures en 1970.

Les températures au sol augmentent de 2°3, en moyenne, au premier passage, à 4°6 au deuxième passage. Dans le sol, l'impact reste nul, les variations naturelles étant, au moins, aussi importantes. La déshydratation de l'herbe entre les passages a provoqué son incendie en maints endroits dans ces conditions, de sorte qu'on a obtenu une action plus forte que celle qui est recherchée par le passage d'une flamme sans incendie de l'herbe.

Il en a été de même en 1971, où le brûlage a eu lieu le 3 juin, par un temps très chaud et sec, sur une herbe irrégulièrement pâturée, en deux passages croisés à 11 heures et 18 heures. L'herbe est apparue calcinée après le deuxième passage, alors qu'elle n'était que brunissante lors du premier. Des mesures très ponctuelles de températures ont été faites en des points où la hauteur de l'herbe était différente, pâturée ou en touffes refus, et à trois niveaux : sommet de l'herbe, sol, — 2 cm. L'augmentation des températures est très fugace et rapide, de l'ordre de 150 à 400° quand la flamme passe. Par contre, 3 m derrière le brûleur, la température a repris sa valeur initiale à 1° ou 2° près au sommet de l'herbe. Même prise juste derrière la flamme, elle n'est élevée que de 5°. Il en est de même au sol et dans l'horizon immédiatement inférieur. Une seconde après le passage de la flamme, la température n'atteint déjà plus que 40 à 45° à la fois sur le sol et dans l'herbe ; lorsque celle-ci brûle, la température se maintient, par contre, aux environs de 60° dans la touffe en feu. La litière brûlant au sol maintient 45° (tabl. 2).

Les brûlages ont, ensuite, été effectués au printemps. En avril 1972, par temps ensoleillé (10° au sol) mais humide (rosée) en deux passages croisés, les températures à la rencontre de la flamme et de l'herbe ont atteint une moyenne de 335° ($\pm 100^\circ$) lors du premier passage et 430°

($\pm 215^\circ$) lors du deuxième. En avril 1973, le vent était plus fort ; l'intensité du brûlage fut un peu moindre avec un seul passage, les températures n'ont atteint que 150° à 300° dans les touffes d'herbe. En 1974, il a fallu recourir à deux passages croisés à cause d'une forte rosée à évaporer sur un végétal haut de 20 cm dans la parcelle avec engrais, et de 10 cm dans celle sans engrais. Dans ces conditions, l'herbe ne prend pas feu, mais la consommation de propane est bien supérieure ; elle double, aussi faut-il éviter d'appliquer le traitement à de l'herbe trop humide.

TABLEAU 2

Action du brûlage sur les conditions du milieu. Mesures ponctuelles de températures, 3 juin 1971

Horizons	Premier passage (11-13 h)						Deuxième passage (18-20 h)			
	Avant			Après (3 m derrière les brûleurs)			Avant		Après (juste derrière la flamme)	
	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2
Herbe pâturée 5 cm										
5 cm	27°	32°	34°	28°	37°	35°	24°	24°	29°	31°
0	33°	33°	36°5	34°	40°	41°	25°5	24°	37°	35°
— 2	25°5	28°5	32°	27°5	28°5	36°	24°5	25°	26°	26°5
Herbe pâturée 10 cm										
10 cm	27°	29°5	35°	28°	30°	35°				
0	29°	34°5	33°5	31°	34°5	45°				
— 2	26°	29°	30°5	26°	29°	33°5				
Touffes refus, 30 cm										
30 cm	26°5	32°	32°5	28°	34°	35°	27°5	26°5	30°	31°5
0	26°	35°5	30°	27°	33°	45°	28°5	27°5	31°5	30°
— 2	22°5	25°5	27°	24°	28°	33°5	26°5	25°	27°5	26°5
Touffes refus, 40 cm										
40 cm	28°5			29°5						
0	28°5			31°5						
— 2	29°5			26°5						

1-2-3 = points des prises de mesures.

2. — Milieux d'étude. Caractères ; observations sur les effets du feu

Ainsi que nous l'avons mentionné, les milieux correspondants aux deux essais sont très différents, à la fois par leurs caractères édaphiques et par leur composition floristique.

2. 1. — Caractères édaphiques.

Le marais de Saint-Martin-de-Boscherville est une plaine alluviale récente déposée par la Seine, qui s'étend jusqu'à la première terrasse. C'est une zone d'inondations, stabilisée, recouverte de prairies bordées de ruisseaux et de saules têtards.

En réalité, malgré son aspect homogène, il faut y distinguer trois zones (fig. 4) :

- les hautiers, en bord de Seine, terrains hauts où se situe l'essai 1 ;
- les bassiers, parties basses, s'étendant jusqu'à la terrasse, très submersibles ;
- la zone intermédiaire, où se situe l'essai 2.

Les hautiers sont très hétérogènes et, dans la seule prairie expérimentale, on peut distinguer deux parties légèrement différentes bien que l'ensemble se présente comme un sable calcaire, alcalin (pH 7,55). La zone explorée est formée d'éléments grossiers (anciens draguages), coquilliers, assez homogène sur 30 cm de profondeur, avec un mince horizon de surface légèrement tourbeux (1 à 2 cm). La teneur en éléments fertilisants est moyenne, et même bonne pour P_2O_5 .

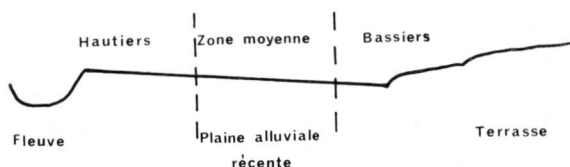


FIG. 4. — Coupe schématique du marais

Au contraire, en zone intermédiaire, l'essai 2 se situe sur un sol de texture fine, bien structuré, riche en matière organique, classé comme sol jeune, calcaire, à pseudo-gley. L'horizon de surface (0-3 cm) est brun-noir sur une couche d'accumulation de matière organique (3-8 cm), avec pseudo-gleyfication à partir de 8 cm.

2. 2. — Composition floristique.

Dans la prairie haute, les deux analyses effectuées avant le brûlage, en juin 1969, montrent une bonne diversité. Trente espèces principales se retrouvent dans 80 p. 100 des relevés. En pourcentages de fréquence dominent les *Agrostis* (14,4 p. 100), les *Paturins* (12,8 p. 100), les *Fétuques* (10,8 p. 100), le *Trèfle blanc* (15,6 p. 100). Les adventices sont représentées par 15 espèces principales dont l'ensemble correspond à une fréquence de 15,4 p. 100 (*Plantago*, *Rumex*, *Urtica dioïca*, *Taraxacum*, *Ranunculus acris*, etc.).

La prairie humifère (essai 2) est une prairie hygrophile à *Spiraea ulmaria*. Elle est très médiocre, bien qu'assez productive avec une diversité inférieure à celle de la première. Les relevés effectués dans la parcelle témoin, début juillet 1972, donnent 9,4 p. 100 de bonnes Graminées (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, surtout) ; 12,1 p. 100 de Graminées de valeur moyenne (*Agrostis* surtout) ; 58,9 p. 100 de plantes indicatrices d'un excès d'humidité (*Spirée* surtout, *Carex*, *Ranunculus repens*) ; aucune légumineuse : 19,44 p. 100 d'adventices diverses, en majorité *Plantago lanceolata*.

Les productions d'herbe verte (litière exclue) sont de 4,9 t MS à l'ha dans l'essai 1, et de 6,5 t MS/ha dans l'essai 2, par an.

2. 3. — *Observations sur les effets du feu.*

Selon les données de DAUBENMIRE (1968), nous avons toujours pratiqué le brûlage dans la végétation, et non jusqu'au sol, de sorte que les collets des plantes ne sont pas atteints. Dans les quinze jours qui suivent un brûlage d'été, le tapis végétal retrouve sa vigueur et redevient vert.

Durant le brûlage, les Graminées et les adventices basses brunissent graduellement en se déshydratant. Les adventices hautes, comme les orties, car les sols d'apport en sont très pourvus, noircissent immédiatement. Au bout de quarante-huit heures la prairie est jaune à brunâtre, sauf les collets ; Orties et Rumex sont noirâtres, les Chardons grisâtres, les Plantains sont moins atteints ainsi que les Pissenlits qui, très fleuris, s'ouvrent jusqu'au cœur resté vert. Au bout d'une semaine l'ensemble apparaît jauni, avec des taches de cendres, dénudées, sur 30 p. 100 des emplacements où la litière a pris feu. La repousse est déjà bonne chez le Dactyle, la Houllque, le Trèfle, mais aussi chez les adventices : Plantain, Pissenlit, Rumex. Au bout de deux semaines, surtout si les jours précédents sont humides (moyenne du 27-7 au 12-8-1970 : T sur sol 17°5 — HR 65 p. 100), la repousse est forte. L'herbe atteint 10-15 cm de hauteur, émergeant du tapis desséché de l'herbe brûlée ; les emplacements de cendres persistent.

Au bout de deux saisons de brûlage, en septembre 1970, la prairie est apparue mieux engazonnée, les Graminées ayant réoccupé des emplacements dégarnis par suite de la disparition de la litière. Les taches d'adventices régressent directement après le brûlage mais elles se reconstituent rapidement.

En ce qui concerne l'effet du brûlage sur le sol, le passage du feu contrôlé apporte peu de modification dans de tels milieux.

L'étude de son action sur la végétation, au départ de l'essai 1, nous a montré sa complexité. En effet, le brûlage n'a pas semblé affecter la composition qualitative mais agir plutôt sur les fréquences et les pourcentages de recouvrement. Ainsi, pour l'ensemble des Graminées *Dactylis*, *Holcus*, *Poa*, *Agrostis*, *Lolium*, *Festuca*, dont la somme des fréquences s'élevait avant l'opération à 59,6 p. 100 en juillet, une diminution s'est amorcée en août après le premier brûlage (51,1 p. 100) et en octobre, après le deuxième (43 p. 100). Pour *Trifolium repens*, il a semblé en être de même en octobre : 9,5 p. 100 au lieu de 15,6 p. 100 et 13,1 p. 100 les mois précédents. Les pourcentages étaient reconstitués en juillet 1970, avant le brûlage suivant, avec 56,8 p. 100 pour le groupe des Graminées et 12,0 p. 100 pour le Trèfle blanc.

Trèfle et Plantain commençaient à occuper les taches dénudées ; *Urtica* et *Rumex* étaient en régression, mais celle-ci apparut plutôt la conséquence de l'inondation car le 26 mars lors du retrait des eaux, les parties aériennes de nombreuses plantes étaient détruites.

La production primaire après brûlage, soit 5,07 t, nous a paru sensiblement identique. La composition fourragère montrait la différence existant entre une herbe fraîchement repoussée après les brûlages de 1969 et de 1970 et une herbe de pâture plus minéralisée : teneurs supérieures en cendres, K, Na, Ca, Mg, et plus dure : teneur supérieure en silice (tabl. 3). Par ailleurs, la valeur en UF correspondait à celle d'une prairie dégradée, soit environ 0,75 par kg MS au lieu de 0,85 pour une herbe feuillue référence, le pourcentage de matières azotées digestibles n'était que d'environ 9 p. 100 MS au lieu de 12 p. 100 dans une herbe feuillue référence.

TABLEAU 3

Biomasses et valeur du fourrage dans la parcelle brûlée et la parcelle témoin, en 1970

	Poids sec g/m ₂	% MS	UF pour 100 kg MS	% MS											p.p.m.	
				MAD	N × 6,25	Cellulose brute	Cendres	SiO ₂	P	K	Na	Ca	Mg	Mn	Cu	
Essai																
5-6	188	28,9	76,3	8,3	12,5	27,8	8,0	2,2	0,36	2,12	0,08	0,88	0,18	26,7	5,1	
22-6	245	23,8	73,2	8,0	12,0	29,5	7,5	1,9	0,30	1,49	0,08	0,79	0,15	37,5		
26-7	141	29,8	70,8	9,0	13,3	29,4	8,9	2,8	0,31	1,68	0,10	1,02	0,12	34,0		
Brûlage																
7-9	121	32,8	73,6	8,2	12,8	27,5	10,7	4,3	0,34	1,72	0,12	1,12	0,22	54,0		
Témoin																
22-6	195	18,6	78,7	9,4	13,5	25,3	10,7	3,3	0,37	2,15	0,13	1,24	0,08	50,1		
26-7	167	26,9	76,1	10,3	14,7	26,9	10,1	3,9	0,31	1,57	0,13	1,11	0,23	40,5		
7-9	128	25,2	73,8	7,9	12,2	23,9	16,9	9,0	0,39	1,60	0,24	1,90	0,27	65,9		

3. — Action du brûlage sur les biocénoses animales

Les études n'ont porté que sur les biocénoses propres à la prairie, les haies ayant été exclues des opérations de brûlage ; il faut, également, mentionner que les parcelles d'expérimentation sont incluses dans un vaste système herbager, condition favorisant la réoccupation rapide du milieu par une faune spécialisée.

3. I. — Bibliographie.

De rares références existaient en 1969. Depuis cette époque, à l'occasion du P.B.I. (Programme Biologique International), des données ont été acquises, quelques-unes au Japon, mais elles proviennent surtout du Canada.

Elles concernent des feux non contrôlés. D'après les auteurs cités par KOZLOWSKI et AHLGREN (1974), l'effet du feu non dirigé est bien moins important en prairie qu'en forêt d'abord parce que l'intensité du feu y est moindre, ensuite à cause d'une meilleure résistance des Arthropodes de la prairie aux conditions de sécheresse qui s'établissent sur les zones brûlées. En outre, la recolonisation est rapide à partir des zones non brûlées.

Les densités des populations dominantes et la production secondaire ont été évaluées à l'occasion du projet Matador, P.B.I., Canada.

Les productions secondaires et les budgets d'énergie ne sont pas affectés par le brûlage (COUPLAND *et al.*, 1974). Certaines espèces peuvent même être favorisées par la modification du milieu.

Le feu a peu d'action sur les populations de Criquets (20 espèces). Les Diptères, peu abondants dans ce type de prairie (jusqu'à 20 ou 30 individus/m²) marquent peu de réaction. La diminution des populations de Lépidoptères est due, à l'origine, à l'effet du feu sur les stades larvaires incapables de fuir. Celle des Hémiptères est

rapportée à la diminution des plantes-hôtes qui entraîne à la fois un manque de nourriture et une disparition des refuges, de sorte que ces insectes sont mieux repérés par leurs prédateurs (Arachnides). La diminution des Thysanoptères est également rapportée à celle de leurs plantes-hôtes (*Artemisia* en particulier); celle des Coléoptères (Silphides coprophages, Charançons, Carabides, Élatérides), plus fluctuante, à une augmentation de la prédation par les oiseaux qui les repèrent plus facilement.

Au sol Collemboles et surtout Acariens accusent moins d'effet car leur habitat n'est pas perturbé. Les Araignées montrent des fluctuations de populations indépendantes. Les densités de Fourmis ont nettement augmenté après le premier brûlage (jusqu'à 20/m²) à cause du nettoioement de la litière qui a facilité leurs déplacements à la recherche de nourriture, puis leur dynamique est redevenue normale.

Les effets enregistrés dans la prairie naturelle de Matador sont plus ou moins en accord avec ceux que mentionne AHLGREN (KOZLOWSKI, AHLGREN, 1974) aux États-Unis. Criquets et Cicadelles augmentent en nombre après les feux de prairie, de même que les Fourmis. Les Coléoptères ne sont pas affectés, les Myriapodes sont très réduits (80 p. 100), les Mollusques également. Acariens et Collemboles seraient réduits dans des proportions importantes; quant aux Lombrics, leur densité ne dépendrait que de la teneur en eau du sol et une baisse peut être notée dans les zones dénudées par le feu, dans les prairies de l'Illinois.

3. 2. — Généralités sur les zoocénoses des sites de Saint-Martin.

Il faut considérer, en ce qui concerne les zoocénoses, les deux essais comme très différents, à la fois par les dates de brûlage et par les milieux sur lesquels ils ont été appliqués. Le premier s'adressait à une prairie de type sec, sur terrain filtrant, et le brûlage avait lieu l'été; le second s'appliquait à une prairie de fond humide, brûlée juste à la reprise printanière. La prairie sèche présente le caractère diversifié de la faune en vallée de Seine; au contraire, sur les bassiers, les espèces de vallée disparaissent et celles de parties basses, à Joncs, apparaissent. Toutefois, le groupement de base reste typiquement celui de la prairie de type frais et humide du Nord-Ouest (RICOU, 1967). Il est caractérisé par l'abondance des Diptères mineurs (Drosophilides, en particulier) et détritiphages, des Cicadelles (Jassides) en été, la diversité des Coléoptères au sol et des Arachnides, la colonisation par le Collemboule *Sminthurus viridis*. Le développement d'importantes populations de Diptères mineurs: *Oscinella frit*, *Hydrellia griseola*, et détritiphages: *Borborus* sp., *Musidora* sp., est un fait général dans ces prairies, ainsi que leur régulation par les Arachnides; toutefois, les indices de développement varient avec les milieux. Ainsi, dans le bassier humide, une réduction naturelle a lieu; elle est due, en grande partie, aux conditions écologiques défavorables, et elle se traduit, en outre, par une apparition très tardive de la majorité des espèces à cause de l'engorgement des sols allant jusqu'à l'inondation en mars. Les populations ne se constituent qu'en juillet, l'apport des écosystèmes voisins jouant un rôle important à cette époque.

Dans les types de prairies bocagères de la vallée, étudiées auparavant à la Bouille et ultérieurement en presqu'île de Brotonne, une grande diversité spécifique est remarquable (RICOU, LECOMTE, 1976); au bord des haies la densité des parasites (microhyménoptères) et des prédateurs (diptères) est élevée; à l'intérieur des systèmes prairiaux, il faut souligner la dynamique explosive des Diptères mineurs.

C'est pourquoi les brûlages d'été de l'essai 1, sur un hautier assez riche en espèces, étaient particulièrement intéressants du point de vue zoologique ; ceux de l'essai 2, sur un bassier pauvre, au début d'avril lorsque la faune est peu présente, sauf à l'état larvaire dans les plantes, l'étaient beaucoup moins. Par contre, les dates sont plus adaptées à l'évolution de la végétation, ainsi que l'ont constaté divers auteurs, notamment ceux du P.B.I. réalisé au Japon (NUMATA, 1975).

3. 3. — *Observations de terrain.*

Le passage de la flamme et l'échauffement corrélatif du milieu induisent une forte activité. Fin juillet, par exemple, à une époque où la faune se présente sous son aspect estival, les observations montrent que de nombreux Diptères s'envolent, des Hyménoptères, des Coléoptères : Téléphorides, Staphylins ; des Cicadelles essaient de s'enfuir ; les Fourmis et les Araignées sont très actives au sol. Par contre, les Lépidoptères (Noctuelles) demeurent dans les touffes refus.

Le lendemain, ou après un délai de quarante-huit heures, la prairie semble toujours occupée, d'autant que le nettoyage facilite les observations. Des Diptères réoccupent la parcelle brûlée : prédateurs tels que Dolichopodides et Empidides, des Muscides, des Tachinides, mais aussi des espèces mineuses. Les Hyménoptères sont présents : microhyménoptères, Ichneumonides, Guêpes, nombreuses Fourmis au sol. Sur le sol se trouvent également : Arachnides, Chenilles, Coccinelles, Staphylins, mais peu de Sitones. De même, les bouses contiennent leur faune intacte : larves de Diptères, Coléoptères. Par contre, les chrysalides et les adultes de Noctuelles sont brûlés, de même que les quelques Tipules en émergence. Les limaces ne sont pas atteintes, alors que les petits hélicides ont brûlé dans l'herbe sauf lorsqu'ils se trouvaient protégés au fond d'une touffe refus. L'herbe séchée par le brûlage maintient, d'ailleurs, des conditions attractives juste au-dessus du sol, avec 2° de plus et 10 p. 100 d'humidité en moins que sur le sol dénudé (23° et 60 p. 100 HR contre 21° et 70 p. 100 HR, le 11-9-1969 à 15 heures).

Une semaine après un trop fort brûlage avec incendie (6-8-1970) en période très chaude, la faune apparaît concentrée en bordure de parcelle expérimentale, la partie centrale couverte de cendres étant déprimée. La bordure héberge, à nouveau, des populations de Diptères (Muscides, Calliphorides, etc.), de microhyménoptères, quelques Lépidoptères (Noctuelles, Crambides, Piérides), Cicadelles (*C. viridissima*) et Criquets. Sur l'herbe morte se retrouvent des Mollusques calcinés (*Succinea putris*, *Pyramidula rotundata*, *Helix aspersa*). Deux semaines après (12-8-1970), la faune est plus diversifiée mais peu abondante (30 à 60 individus/10 coups de fauchoir). En lisière, où l'herbe est déjà haute, dominant Oscinies, larves de Jassides, microhyménoptères, *Sminthurus viridis* ; c'est un retour vers une composition spécifique plus normale. Dans la partie centrale se reconstituent également les populations d'Oscinies, mais à un niveau moindre, accompagnées des mêmes espèces de Jassides, etc.

3. 4. — *Diversité spécifique.*

Les ordres les mieux représentés sont les Diptères, les Coléoptères et les Hémiptères. Le nombre des espèces a été établi après déterminations pour la plupart des examens ; pour les autres cas, une évaluation a été faite (tabl. 5). Nous n'avons pu faire figurer les Arachnides, pourtant bien représentés, faute de détermination. D'une

manière générale, on peut observer que le brûlage provoque un net abaissement de la diversité. Dans une prairie du premier type où la diversité des captures au fauchoir et au cylindre devrait se traduire par des indices α (indice de Williams) supérieurs à 100 et à 60 respectivement, d'après nos données-références, ils atteignent en 1970 et 1971 :

$$S = \alpha \log N \text{ fauchoir : 36 et 30,} \\ \text{cylindre : 19 et 28.}$$

Précisons que ces captures n'incluent ni la microfaune du sol, ni les Lombricides, ni les Arachnides. Il est donc net que le brûlage élimine, au moins momentanément, une assez grande quantité d'espèces. Son action est profonde, à la fois sur les adultes, mais aussi sur les larves qui vivent à l'intérieur des tissus végétaux aériens.

Ainsi que l'indique le tableau 4, cette réduction porte sur la composition spécifique des Diptères qui devrait être au moins deux fois plus diversifiée dans un pareil milieu, sur celle des Hémiptères et des Hyménoptères, particulièrement abondants en vallée, et réduits au moins de moitié. Les Coléoptères ont tendance également à perdre une certaine quantité d'espèces (de 30 à 50 p. 100). Quant aux Lépidoptères et aux Acridiens, leur effectif est normalement bas.

TABLEAU 4

*Nombre d'espèces capturées dans les prélèvements au fauchoir et au cylindre.
Brûlage d'été (milieu 1) ; 1 = 1969 ; 2 = 1970 ; 3 = 1971*

Ordres	Fauchoir			Cylindre			Total		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Diptères	65	75	75	25	15	45	70	76	82
Coléoptères	50	40	42	57	20	40	102	57	55
Hémiptères	45	52	55	24	15	30	45	57	60
Hyménoptères	30	18	18	17	4	20	30	18	19
Lépidoptères	5	3	5	5	2	3	5	3	5
Orthoptères (Acridiens)	1	3	8	0	1	2	1	3	8
Myriapodes	1	0	0	1	2	1	1	2	1
Mollusques	8	7	3	12	4	1	15	7	4

Il est intéressant d'estimer le nombre des espèces trouvées dans les prélèvements le lendemain d'un brûlage (tabl. 5). L'effet dépressif sur les Diptères, sur les Hémiptères et les Coléoptères de la strate herbacée (hypergaion), est particulièrement net. Les Hyménoptères sont des plus réduits (6 espèces). Un certain nombre d'espèces se sont maintenues au sol (épigaion), et se trouvent dans les captures du cylindre. C'est le cas des Mollusques qui conservent momentanément leur formule spécifique tout en perdant de nombreux individus, et pour lesquels on assiste à une régression ultérieure ; leur nombre spécifique s'abaisse, ainsi, de quinze en 1969 à sept en 1970 et à quatre en 1971, après plusieurs brûlages.

Cet effet profond est le résultat du brûlage d'été. Tout autre apparaît le brûlage de printemps de l'essai 2, au départ de la végétation. Le milieu sur lequel il a été appliqué est lui-même différent car sa diversité spécifique est faible. Les Diptères,

par exemple, y sont représentés par les formes mineuses, mais les Muscides, Tachinides, etc., n'y figurent pratiquement pas ; alors que dans les milieux secs, comme la prairie de l'essai 1 on trouve au moins 150 espèces, celui-ci n'en renferme qu'une trentaine. Il en est de même pour les autres ordres ; les Hémiptères montrent un

TABLEAU 5

Nombre d'espèces trouvées dans les prélèvements le lendemain d'un brûlage (6-8-1969). Milieu 1

Ordres	Fauchoir	Cylindre	Total
Diptères.....	25	4	26
Coléoptères.....	13	19	35
Hémiptères.....	15	15	22
Hyménoptères.....	5	2	6
Lépidoptères.....	0	2	2
Orthoptères (Acridiens).....	1	0	1
Myriapodes.....	0	0	0
Mollusques.....	1	6	6

nombre spécifique identique à celui des Diptères et les Coléoptères sont réduits au sixième. Les Hyménoptères sont mal représentés, une dizaine d'espèces, et le parasitisme se situe à un bas niveau. Le brûlage se montre absolument inopérant sur la diversité spécifique (tabl. 6) et cela, pour deux raisons : d'abord à cause de son

TABLEAU 6

Nombre total (fauchoir + cylindre) d'espèces capturées dans le milieu 2 (brûlage post-hivernal) : Témoin = milieu non brûlé et sans apport d'engrais ; Brûlé = milieu ayant subi un feu contrôlé, et sans apport d'engrais ultérieur (cf. fig. 1)

Ordres	1972		1973		1974	
	Témoin	Brûlé	Témoin	Brûlé	Témoin	Brûlé
Diptères.....	28	30	41	30	16	12
Coléoptères.....	25	13	22	15	10	10
Hémiptères.....	29	31	30	40	17	21
Hyménoptères.....	8	10	8	8	9	9
Lépidoptères.....	0	0	5	5	0	0
Orthoptères (Acridiens).....	1	1	5	5	2	2
Myriapodes.....	1	1	1	1	1	0
Mollusques.....	0	0	0	0	0	0

époque post-hivernale, alors que les espèces sont presque toutes encore hivernantes, ensuite parce que la faune se reconstitue à partir des parcelles voisines au moment des explosions printanières et estivales. Nous avons prévenu cette dernière alter-

native dans l'essai 1, en brûlant une large bande de sécurité tout autour du lieu d'expérimentation. Les indices de diversité α sont, indifféremment en zone brûlée et dans le témoin, de 20 pour les captures au fauchoir et de 8 pour celles au cylindre.

Si le brûlage ne modifie pas les effectifs spécifiques, par contre l'effet de l'inondation de mars 1974 est marqué par une réduction spécifique importante des Diptères et des Hémiptères, en particulier (tabl. 6).

3. 5. — Densités de populations et biomasses.

En ce qui concerne les dénombrements des individus trouvés dans les prélèvements, leur observation à travers la série des prélèvements permet de juger de l'action du brûlage sur divers groupes et espèces qui sont caractéristiques du milieu (tabl. 7 et 8). L'interprétation des fluctuations numériques apparaissant entre les données a été faite en tenant compte de la dynamique saisonnière des espèces ou des groupes qui a été étudiée dans la région.

TABLEAU 7

Densité des individus capturés en 1969, par 10 échantillons au fauchoir
Exemple de quelques groupes et espèces

Dates	17-6	1-7	5-8	6-8	22-8	9-9	24-9	14-10
<i>Sminthurus viridis</i>	435	2 090	Brûlage	21	424	Brûlage	20	544
Thrips	2	164		0	194		0	0
Pucerons	349	758		3	18		2	21
Carabides	0	125		0	1		0	0
<i>Apion dichroum</i>	38	42		4	4		0	0
Larves Jassides	166	71		16	81		26	20
<i>Macrosteles sexnotatus</i>	76	62		24	77		90	80
<i>Jassargus</i> sp.	95	67		1	12		26	5
<i>Errastunus ocellaris</i>	79	10		20	30		9	13
<i>Deltocephalus</i> sp.	284	207		19	119		39	23
Hyménoptères :								
Braconides	105	94	Brûlage	6	35	Brûlage	13	18
Proctotrypides	187	217		9	50		24	10
Diptères :								
<i>Oscinella frit</i>	177	120		189	203		134	7
<i>Conioscinella albipalpis</i>	73	68		3	11		3	2
<i>Cetema elongata</i>	27	48		0	1		0	1
<i>Limosina</i> sp.	37	0		16	19		27	20
Sciarides	698	82		3	10		2	4
Empidides et Dolichopodides	78	69		2	13		4	1

La régression de *Sminthurus viridis* dans le milieu est, ainsi, très nette après chaque brûlage, mais la population se reconstitue à chaque fois. Les Thrips sont très atteints à chaque brûlage. Les Pucerons ne reconstituent pas leurs populations dont la densité aurait dû remonter en août. Les Coléoptères sont affectés par le brûlage ; c'est le cas pour un certain nombre de Carabides et de Staphylinus zoophages, mais c'est plutôt la modification des conditions du milieu que l'action directe du feu qui agit sur leurs populations. L'ensemble des Cicadelles Jassides, dont quelques espèces ont été mentionnées, se montre réduit, et si *Macrosteles sexnotatus* et *Delto-*

TABLEAU 8

Densité des individus capturés en 1969 par 10 échantillons au cylindre
Exemple de quelques groupes et espèces

Dates	17-6	1-7	5-8	6-8	22-8	9-9	24-9	14-10
Araignées	82	27		41	44		27	37
Larves Jassidès	42	23		2	2		0	0
<i>Salda morio</i>	24	4		1	1		2	0
Staphylins	61	15		16	40		5	6
<i>Myrmica rubra</i>	39	5		31	17		110	0
<i>Camponotus</i> sp.	14	10		18	179		18	28
Sciariides	35	4		0	1		1	1

TABLEAU 9

Chiffres des captures, densités de populations et biomasses. Milieu 1. Brûlage d'été

1969	Nombre total d'individus			Nombre de zoophages			Nombre de phytophages			Nombre de détritivores			Biomasse sèche (g)		
	F	C	M2	F	C	M2	F	C	M2	F	C	M2	F	C	M2
17-6	3 451	384	473	560	215	229	1 953	117	166	889	52	74	1,37	0,64	0,67
1-7	5 161	181	310	611	68	83	4 216	87	192	836	26	34	2,87	0,22	0,29
Brûlage															
6-8	469	212	224	56	125	126	358	58	134	55	29	30	0,18	0,36	0,36
22-8	1 933	542	590	209	297	302	1 404	148	183	320	97	105	0,64	0,73	0,74
Brûlage															
24-9	604	226	241	74	187	189	473	47	59	57	2	3	0,30	0,18	0,18
14-10	961	114	138	57	87	88	741	23	41	73	4	6	0,49	0,35	0,36
1971															
10-5	698	85	102	67	79	81	603	6	21	46	0	1	0,67	0,07	0,09
2-6	1 337	186	219	198	42	47	941	140	163	223	4	10	1,26	0,08	0,11
Brûlage															
19-7	1 374	419	453	192	50	55	986	282	307	264	87	94	1,12	0,33	0,36
10-8	551	129	143	33	92	93	496	23	35	22	14	15	0,29	0,20	0,20
6-9	614	20	35	41	7	8	585	13	28	9	0	1	0,24	0,20	0,20
7-10	722	21	39	44	14	15	636	6	22	42	1	2	0,24	0,14	0,15
28-10	500	35	47	44	31	32	395	2	12	61	2	3	0,20	0,12	0,13

F = total captures par séries 10 fauchoirs.

C = total captures par séries 10 cylindres.

M2 = total F + C rapporté au m².

Les maxima sont soulignés.

cephalus (deux espèces) semblent garder un niveau égal, en réalité, d'après leur dynamique, il aurait dû être beaucoup plus élevé en fin d'été. De même, chez les Diptères, si quelques populations marquent une régression évidente : *Conioscinella albipalpis*, *Cetema elongata*, c'est en réalité celle d'*Oscinella frit* qui est la plus spectaculaire. Ses populations se maintiennent à peu près égales de juin à septembre, au lieu d'accuser les pics de trois générations explosives. La régression des espèces mineuses est, donc, particulièrement importante lors des brûlages d'été. Par contre, la régression des Sciarides n'est qu'apparente, car le pic de population de juin correspond à une émergence unique.

Les microhyménoptères se trouvant dans l'hypergaion diminuent aussi en nombre. La dépression accusée par les Araignées, au contraire, n'est pas due à l'action directe du feu mais à la modification apportée à la surface du sol (milieu plus ouvert). C'est précisément ce changement qui favorise le développement des populations de Fourmis, très avantage après les brûlages.

Il est intéressant de caractériser les cénooses par leurs densités globales de populations et leurs biomasses au m^2 , en séparant les niveaux trophiques. Néanmoins, pour une bonne compréhension de l'action du brûlage, l'examen de la diversité spécifique et des captures, groupe par groupe, a été plus concluant. Les données globales ont été regroupées dans le tableau 9.

En ce qui concerne le premier essai, la dépression causée par les brûlages sur les densités des populations de l'hypergaion (captures au fauchoir) est très nette. L'exemple de 1969, avec ses deux brûlages permet une meilleure observation des faits, selon lesquels chaque brûlage est dépressif dans l'hypergaion, le deuxième l'étant davantage sur la faune de l'épigaion (captures au cylindre). Le calcul de la densité globale au m^2 masque cette observation, du fait, notamment que les éléments de la strate superficielle sont plus nombreux, rapportés au m^2 , et plus lourds que ceux de la strate herbacée.

En 1970, on trouve, de même, les maxima de populations en juin, avant brûlage : 261 et 239 individus/ m^2 , représentant 0,65 et 0,12 g (MS) respectivement ; les niveaux se reconstituent en octobre avec 148 individus pesant 0,40 g (MS)/ m^2 . Notons que les niveaux trophiques, observés dans leur ensemble, ne donnent pas non plus d'indications bien précises. Le niveau des phytophages, dans ce type de milieu, montre une dynamique explosive et sa régression est d'autant plus évidente. Celle du niveau des zoophages l'est beaucoup moins ; en effet le tableau 9 montre que la fraction de l'épigaion qui est numériquement importante, résiste bien au brûlage (captures au cylindre). Dans l'ensemble, on pourrait conclure qu'un brûlage effectué fin juillet ou début août stoppe l'expansion des espèces vivant dans l'hypergaion sans agir vraiment sur celles de l'épigaion. Un brûlage effectué début septembre agit encore sur les populations de l'hypergaion, mais plus nettement sur celles de l'épigaion, le niveau des zoophages étant, toutefois, le moins atteint. Ces faits sont liés à l'augmentation de la litière, le feu devenant plus actif au niveau du sol.

Le brûlage appliqué début juin (1971) permet une reconstitution estivale des populations dont les maxima s'observent assez normalement à la mi-juillet, à la fois dans l'hypergaion et dans l'épigaion. Les pics habituels relevés l'été chez les populations phytophages sont toutefois absents et l'on peut conclure que le brûlage à cette époque stabilise les populations à un niveau beaucoup plus bas que celui qu'elles atteindraient normalement.

Quant au brûlage pratiqué début avril, le tableau 10 montre qu'il n'a apparemment pas d'action sur la faune ; si les effets existent, sur une population en particulier, ils sont très discrets et masqués lors des prélèvements qui ont été effectués pendant les mois de juillet, août, septembre.

TABLEAU 10

*Densités moyennes (N) et biomasses moyennes (B) au m² dans le milieu 2.
Brûlage début avril ; prélèvements de juillet à octobre*

N	Totaux		Zoophages		Phytophages		Détritivores	
	Brûlé	Témoin	Brûlé	Témoin	Brûlé	Témoin	Brûlé	Témoin
1972	315	102	86	75	15	17	215	10
1973	147	172	81	70	28	30	39	72
1974	49	72	29	34	18	33	2	5
B								
1972	0,32	0,22	0,23	0,20	0,01	0,01	0,08	0,01
1973	1,25	0,78	0,65	0,69	0,53	0,06	0,05	0,02
1974	0,17	0,28	0,15	0,17	0,01	0,08	0,01	0,03

4. — Conclusions

Les expériences faites en Seine-Maritime du passage d'un feu contrôlé dans des prairies dégradées sont originales ; elles ne donnent encore lieu à aucune application à cause de la crise pétrolière, bien qu'un intérêt commence à se manifester pour ces techniques par ailleurs peu consommatrices d'énergie si on les applique correctement.

Elles diffèrent profondément de la pratique du feu libre qui est utilisée par les bergers pour revaloriser l'herbe des zones sèches, ou en savane à l'issue de la saison sèche.

Il s'agit, ici, du brûlage d'une végétation verte par le passage d'une flamme de propane qui provoque son fanage et son recyclage rapide.

L'élévation de température est très fugace, de l'ordre de la seconde. Toutefois, selon l'époque de l'application et la densité d'ancienne litière au sol, ce brûlage peut provoquer un feu par endroits, avec dépôt de cendres. Il est donc important de considérer les facteurs physiques du milieu avant toute action, si l'on veut obtenir un fanage, assimilable à un feu courant d'herbe mais plus régulier que celui-ci, et non un feu de litière.

L'action du feu en prairie peut être dissociée en deux types : direct, par contact, et différé, par modification du milieu. L'action différée dans le cas de prairies de type frais et humide, est de courte durée car le milieu herbacé fermé se reconstitue rapidement, contrairement à ce qui se passe en savane (GILLON et GILLON, 1976). D'autre part, la situation des parcelles brûlées au sein de vastes systèmes herbagers favorise la recolonisation par les espèces animales de la prairie, dans un délai plus ou moins

bref. Il faut noter que, sur ce point, il en est de même lorsqu'on retourne et resème une prairie.

Toutefois, la zoocénose ne se reconstitue pas identiquement. La diversité spécifique est affectée dans son ensemble ; la réduction du nombre d'espèces de Diptères, Coléoptères, Hémiptères et Hyménoptères est particulièrement nette. En ce qui concerne la densité des populations, celles-ci se trouvent différemment affectées selon leur emplacement dans le milieu et leur comportement. La faune de l'hypergaïon est plus touchée par le passage de la flamme que celle de l'épigaïon qui reste protégée au niveau du sol. C'est un fait intéressant car les populations de petits Diptères phytophages (Oscinies, etc.), très denses dans les prairies peu exploitées ou surpâturées, se trouvent freinées dans leur expansion démographique. Au contraire, de nombreux prédateurs vivant au sol sont plutôt atteints par l'effet différé que par le brûlage lui-même, soit inhibiteur, soit accélérateur du développement (Fourmis).

L'époque du brûlage est particulièrement importante à déterminer, en fonction de l'effet recherché. Réalisée en traitement post-hivernal, début avril, l'opération n'a aucun effet sur la zoocénose. Le brûlage d'été, au contraire, possède une action réductrice sur les populations vivant dans la strate herbacée. Appliqué au début de juin, à l'époque de la fauchaison, il n'empêche pas les populations dominantes de se reconstituer, mais leur expansion démographique est réduite. Fin juillet, l'action réductrice est la plus importante. Au contraire réalisé au début de septembre le brûlage est plus actif sur les populations vivant au sol car, à cette période, la prairie étant enrichie en litière, le passage de la flamme provoque l'incendie de cette litière au niveau du sol ; cette date ne doit donc pas être retenue.

Ces distinctions montrent que, selon le but recherché : restructuration de la zoocénose, ou réduction d'une ou de plusieurs espèces trop abondamment représentées dans le milieu, le feu peut être considéré comme un outil très maniable à condition de bien connaître les données de l'écosystème et la biologie des espèces considérées.

Les années qui ont suivi les essais nous ont permis d'observer le devenir des prairies, surtout celle du premier essai qui a plus de recul. Nous avons noté un bien meilleur recouvrement du sol, le fort pourcentage de zones dénudées est devenu minime, l'ensemble étant occupé par du Trèfle blanc, rare auparavant. L'amélioration de la composition floristique serait encore plus nette, à longue échéance, si l'exploitation de la prairie était normalisée.

Reçu pour publication en juillet 1976.

REMERCIEMENTS

Pour la réalisation de ce travail d'équipe, il nous faut remercier en premier lieu R. PICARD, ingénieur à la Société Primagaz, et P. HAUCHARD, qui se chargèrent de la construction et du fonctionnement de l'appareillage. Ensuite, la Station agronomique I.N.R.A., Rouen (E. JOUIS puis A. MASCLÉ) pour l'étude des sols ; celle des Plantes fourragères (M. KERGUELEN, E. DUVAL), relayée par le laboratoire de Botanique de l'Université (P. FRILEUX), surtout pour le 2^e projet : enfin, l'équipe de notre laboratoire qui participa à un certain nombre de travaux sur le terrain (M. JOUIS, R. FERRET, R. GAUDIN) ainsi que nos stagiaires (V. LECOMTE, D. YON).

Ce travail a été présenté à l'I.N.A., les 15 et 16 mars 1976, au Séminaire « Le feu, facteur et outil écologique ». M. le professeur PESSON, organisateur du Séminaire, a été à l'origine de ces expérimentations et nous a aidés, de même la Société Primagaz ; qu'ils trouvent, ici, l'expression de nos remerciements.

SUMMARY

EFFECT OF CONTROLLED FIRE IN PERMANENT PASTURES. IMPORTANCE
ON ANIMALS BIOGENOSIS

Through two experiments the author studied the possibility to manage ancient permanent pastures by controlled fire.

Fire is produced with burners using propane in vapour phase ; consumption rises to 140 kg per ha. Flame cultivation does not entail a combustion of grass, but only a loss of moisture ; temperature rises quickly but decreases after a very short time.

Fire effects were observed in two ecosystems, different by soil nature, floristic components and zoocenosis. It appears a particular importance of time burning concerning the dynamics of Invertebrate populations and diversity. Early april, burning does not affect zoocenosis, but phytocenosis. Early june, in the contrary, it reduces dominant populations in herbaceous strata. Early september, it affects populations living on the soil because of frequent litter fires ; it must be avoided except in particular cases.

So, using fire is diverse. Burning is a practical technique, under condition of a sufficient sum of datas about ecosystems. It may be considered as a means to reorganize grassland systems.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COUPLAND R. T., WILLARD J. R., RIPLEY E. A., 1974. Technical Report n° 69. Summary of activities 1967-1974. C.M.I.B.P., Matador Project, Saskatoon, 244 p.
- DAUBENMIRE R., 1968. Ecology of fire in grasslands. *Adv. Ecol. Res.*, **5**, 209-266.
- GILLON D., GILLON Y., 1976. Influence des feux de brousse sur les Arthropodes de la strate herbacée d'une savane (manuscrit remis pour le Séminaire I.N.A., mars 1976).
- KOZLOWSKI T. T., AHLGREN C. E., 1974. Fire and ecosystems. Academic Press, New York, 542 p.
- NUMATA M., 1975. Ecological studies in Japanese grasslands. Productivity of terrestrial communities. J.I.B.P. Synthesis, vol. **13**, 275 p.
- RICOU G., 1967. Etude biocénotique d'un milieu « naturel », la prairie permanente pâturée. *Ann. Épiph.*, **18**, H.S., 1, 148 p.
- RICOU G., LECOMTE V., 1976. Influence de la structure bocagère sur l'entomofaune : résultats d'observations dans le Parc naturel régional de Brotonne. Coll. Bocage, Rennes, 4-7-7-1976 (sous presse).
-

LES *AGROMYZA* MINEURS DE FEUILLES DE CÉRÉALES (*DIPTÈRES AGROMYZIDAE*) DANS LA RÉGION PARISIENNE

J. D'AGUILAR, J.-P. CHAMBON et F. TOUBER

collaboration technique, G. GENESTIER, M. MARTINEZ
et la participation de M. E. ANČEV (Skopje, Yougoslavie)

Station de Zoologie, I. N. R. A.-C. N. R. A.,
Route de Saint Cyr,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Depuis 1971, dans diverses régions de France, les céréales à paille sont soumises à des attaques parfois graves de diptères *Agromyzidae* du genre *Agromyza*. On compte actuellement dans la région parisienne quatre espèces : *Agromyza megalopsis* très étroitement inféodé à l'orge, *A. nigrella* prédominant sur blé, *A. intermittens* et *A. luteitarsis* qui vivent sur les deux cultures.

Dans cette note la biologie des quatre espèces est étudiée. Elle montre une grande similitude. Dans l'état actuel des pullulations, seule l'orge de printemps subit des pertes de récoltes quand elle est attaquée par *A. megalopsis*. Dans certaines conditions, les interventions chimiques de protection sont parfois nécessaires, dans le cadre de la lutte intégrée. Il reste à préciser le seuil de nuisibilité.

Depuis 1971, dans diverses régions de France (territoire de Belfort, Lorraine, Ile de France, Orléanais, Charente, Poitou), les céréales à paille (Blé, Orge) sont soumises à des attaques de plus en plus fréquentes et parfois graves de mineuses de feuilles. Les dégâts sont dus essentiellement à quelques espèces de Diptères, *Agromyzidae* du genre *Agromyza*. Ces insectes, dont les densités de population sont souvent relativement faibles, n'occasionnent généralement pas de dégâts économiquement sensibles. Cependant, depuis longtemps, divers auteurs en ont signalé des pullulations localisées : KURDJUMOV (1913) en U.R.S.S. ; MILES (1921) en Grande-Bretagne ; BALACHOWSKY et MESNIL (1930-1931) dans le bassin parisien ; CAMERON (1944-1945) en Écosse ; SCHERNEY, WEIGAND (1965-1966) en R.F.A. ; DUTHOIT (1965-1966) en Grande-Bretagne ; d'AGUILAR et CHAMBON depuis 1971 en France.

Il ressort de ce bref rappel que les pullulations antérieures d'*Agromyza* sur céréales ont toujours été localisées dans le temps (2 à 3 ans) et dans l'espace. Par contre, en France, depuis 1971, les populations semblent en progression. Les récentes gradations observées et le maintien de fortes populations peuvent faire considérer ces Diptères comme des ravageurs importants, actuels ou potentiels, des céréales.

Depuis 1973, les dégâts ont pris localement un aspect grave. Ce sont surtout les Orges qui subissent de fortes attaques et il n'est pas rare de voir, vers la mi-juin, des champs aux feuilles entièrement minées se desséchant et allant jusqu'à provoquer un échaudage.

L'indigence de nos connaissances sur la biologie de ces espèces est en grande partie due au fait qu'elles ont été longtemps confondues (sous le nom de *Domomyza ambigua* FALL.), ce qui réduit l'intérêt des observations antérieures et nous a engagé à en préciser la position systématique.

I. — POSITION SYSTÉMATIQUE DES AGROMYZA DES CÉRÉALES

La famille des *Agromyzidae*, qui totalise quelque 1 800 espèces, en majorité mineuses de feuilles, compte quantité de représentants vivant dans les feuilles de graminées. Environ une quinzaine d'espèces ont été signalées en Europe sur les céréales à paille parmi lesquelles près de la moitié appartiennent au genre *Agromyza*. Pour ce dernier, les travaux de GRIFFITHS (1963) et SPENCER (1966) ont permis une meilleure caractérisation des espèces.

Le matériel examiné de 1973 à 1975 tant à la suite de prélèvements de larves dans les feuilles que de pupes dans le sol provenant de champs de Blé ou d'Orge du Bassin parisien, nous a permis de reconnaître quatre espèces sur les sept signalées par SPENCER (1973). Ce sont : *A. megalopsis* HERING ; *A. nigrella* RONDANI ; *A. intermittens* BECKER ; *A. luteitarsis* RONDANI ⁽¹⁾.

Rappelons ici l'ensemble des caractères permettant de distinguer ces espèces (fig. 1, 2, 3, 4).

A. megalopsis HERING, 1933 : long. 2,5 à 3 mm ; entièrement noir ; front et face noirs ; pattes noires ; aile avec transverse postérieure ; pénis à distiphallus court, moins long que le mésophallus. Pupe de 3,5 mm environ, entièrement foncée à stigmates postérieurs très rapprochés.

A. nigrella (RONDANI, 1875) : long. 2,5 à 3,1 mm ; entièrement noir ; front et face noirs ; pattes noires ; aile avec transverse postérieure, pénis à distiphallus allongé plus long que le mésophallus. Pupe de 4 mm environ, entièrement foncée à stigmates postérieurs écartés.

A. intermittens (BECKER, 1907) : long. 2,1 à 2,6 mm ; front et face jaunes ; antennes à premiers articles brun clair, 3^e art. noir ; pattes à genoux et tarses jaunes ; aile à transverse postérieure absente ou simplement amorcée, à 2^e section costale quatre fois plus longue que la 3^e ; pénis très allongé presque rectiligne avec un espace

⁽¹⁾ Nous tenons à remercier M. K. A. SPENCER pour son aide et en particulier pour l'identification de cette dernière espèce qui n'est pas signalée dans son ouvrage.

clair près de l'extrémité. Pupa de 2,5 mm environ, entièrement rousse avec des stigmates postérieurs écartés.

A. luteitarsis (RONDANI, 1875) : long. 2,5 à 2,75 mm ; front et face jaunes ; antennes à premiers articles jaunes, 3^e article noir ; pattes à genoux jaunes et tarses brun clair ; aile à transverse postérieure présente, à 2^e section costale trois fois plus longue que la 3^e ; pénis allongé, entièrement foncé à courbure nettement plus marquée. Pupa de 3 mm environ, rousse à tiers antérieur foncé avec des stigmates postérieurs écartés.

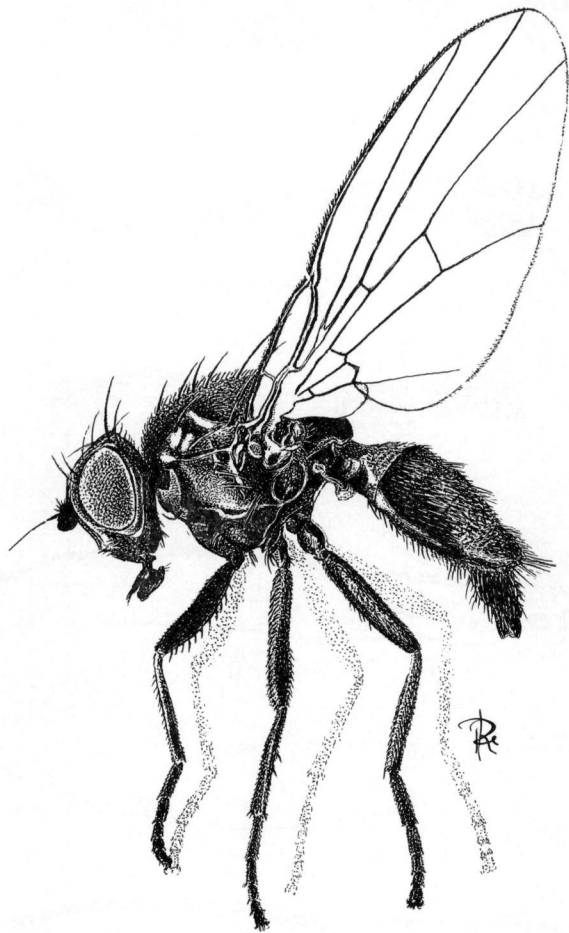
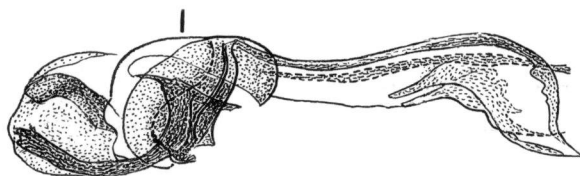
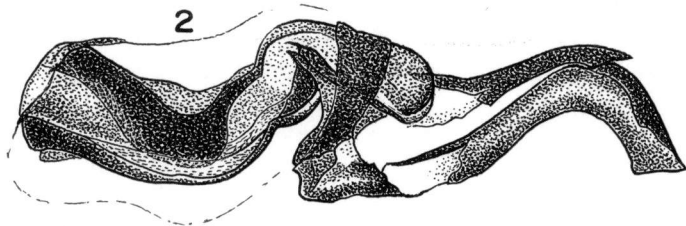


FIG. 1. — Adulte d'*Agromyza megalopsis* HAR.

Nous n'avons pas trouvé l'espèce *ambigua* FALLÉN (= *niveipennis* ZETTERSTEDT) qui se sépare de *A. nigrella* ROND. par la forme du troisième article antennaire plus anguleux et les ailes légèrement laiteuses. Quant à *A. nigrociliata* HENDEL, il n'est pas certain qu'il soit distinct d'*ambigua* FALL. (K. A. SPENCER, communication personnelle).



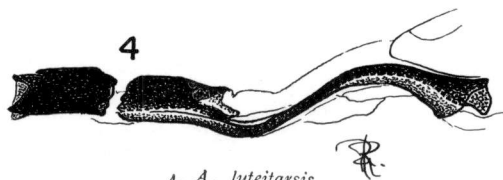
1. *A. megalopsis*



2. *A. nigrella*

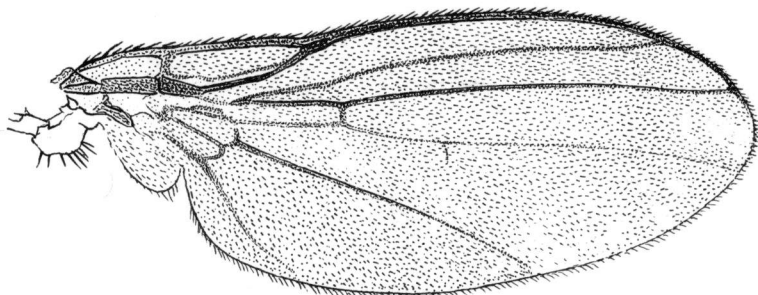


3. *A. intermittens*

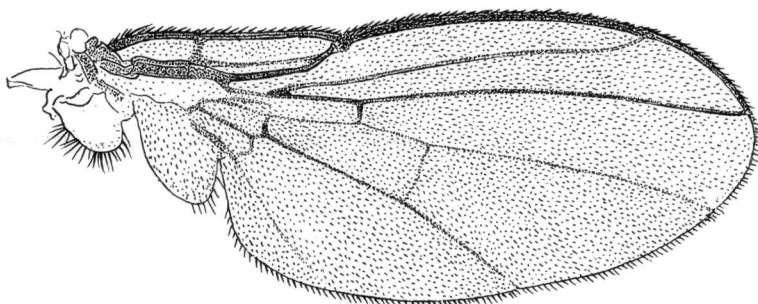


4. *A. luteitarsis*

FIG. 2. — Pénis d'*Agromyza*



a) *A. intermittens*



b) *A. luteitarsis*

FIG. 3. — Aile d'*Agromyza*

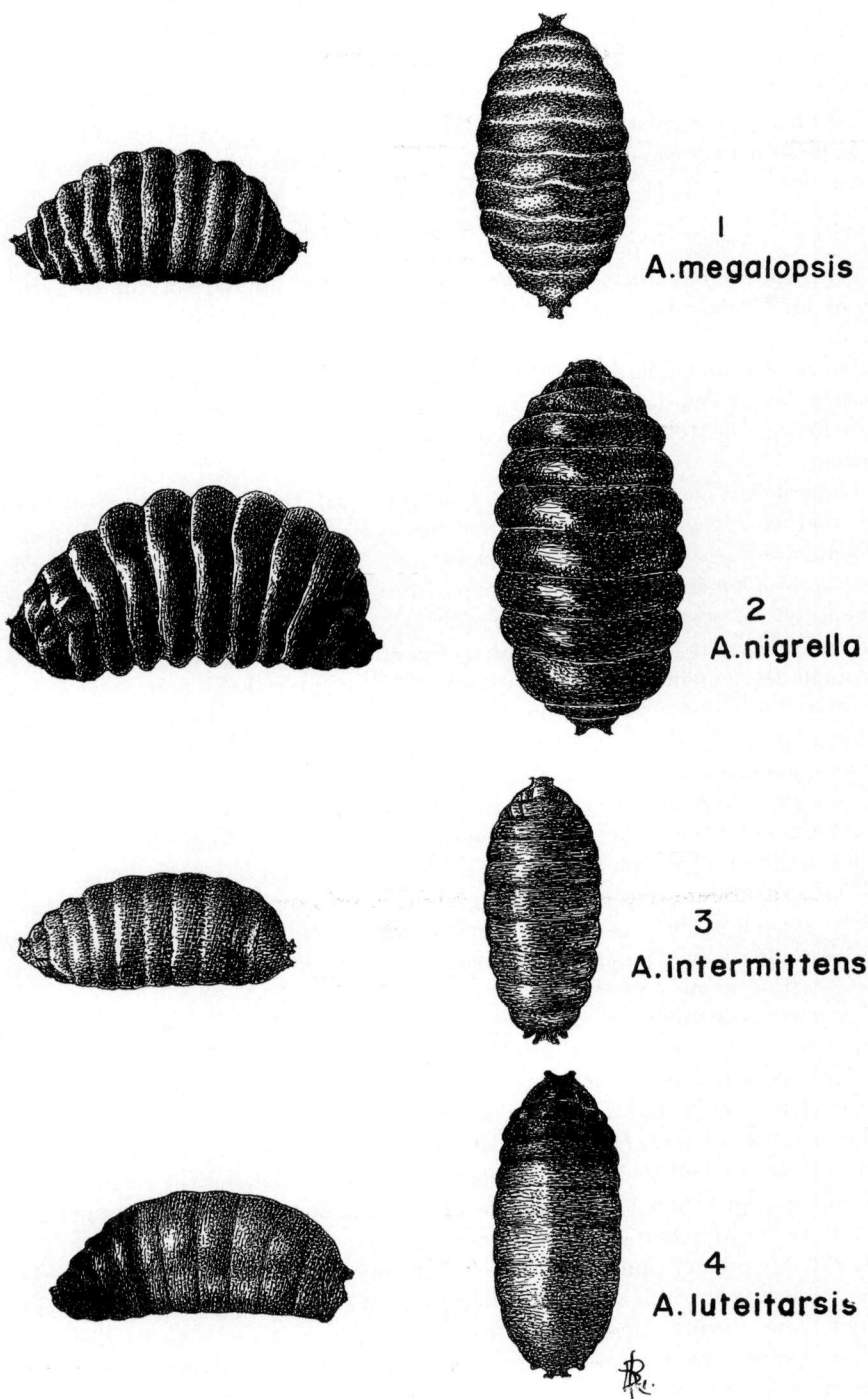


FIG. 4. — Pupes d'Agromyza

II. — BIOLOGIE

La biologie des quatre espèces d'*Agromyza* a été étudiée à la fois sur le terrain, par de nombreux prélèvements et observations et au laboratoire pour préciser quelques points.

A. — Cycle évolutif

Ces Diptères ont une seule génération par an. Les adultes sortent en avril-mai. On note un décalage très net entre les sorties des diverses espèces au cours de l'année (fig. 6).

Les adultes ont une durée de vie assez brève, de l'ordre de quinze jours à trois semaines. Les mâles dans l'ensemble, meurent plus rapidement que les femelles et survivent peu de temps après l'accouplement qui survient quelques jours après l'éclosion.

La ponte n'a lieu que dix à quinze jours plus tard. Des femelles ont été disséquées pour observer le degré de développement des ovaires à diverses époques de leur vie : à l'émergence les ovocytes ne sont pas développés dans les ovarioles ; après dix à douze jours, l'accouplement ayant eu lieu auparavant, la taille des ovocytes a fortement augmenté et on observe les premières pontes.

Pour accomplir leurs fonctions sexuelles et de reproduction, les adultes et principalement les femelles d'*Agromyza* doivent s'alimenter. Leur nourriture est assez diversifiée. Le besoin d'eau semble être impératif et on a souvent vu ces insectes à proximité de points d'eau. On peut remarquer au cours de journées ensoleillées les *Agromyza* recueillant le nectar d'un certain nombre de fleurs de plantes diverses (Ombellifères, Prunellier...) voire même du miellat de pucerons (HENDEL, 1936). Par ailleurs, vraisemblablement en liaison avec leur développement ovarien, les femelles manifestent un comportement caractéristique. La femelle enfonce sa tarière sur la face supérieure d'une feuille de graminée, près du bord, et répète ce manège plusieurs fois en se déplaçant parallèlement aux nervures. Ensuite, elle se retourne ou recule pour sucer le parenchyme foliaire ainsi dilacéré. Les mâles peuvent accessoirement profiter des restes abandonnés par les femelles.

Ces piqûres de nutrition sont disposées en lignes régulières sur le bord des feuilles et signalent ainsi de façon caractéristique la présence des adultes d'*Agromyza* prêts à pondre (fig. 5 a). Ces perforations qui respectent l'épiderme inférieur ont presque toujours lieu dans la moitié supérieure de la feuille.

Les pontes commencent environ deux semaines après l'apparition des adultes et ont lieu sur les feuilles les plus hautes du moment. L'étalement de la période de ponte fait que plusieurs feuilles sur un même pied sont attaquées. Chaque femelle peut pondre environ 20 à 30 œufs en moyenne.

Les œufs évoluent rapidement et éclosent après quatre à six jours selon la température. Les larves ont trois stades et se développent en 20 à 25 jours. Elles consomment le parenchyme foliaire en respectant les deux épidermes. Les asticots font d'abord des mines étroites, de leur propre largeur. Aux deuxième et troisième stades, la mine, bordée irrégulièrement par les excréments noirâtres, s'élargit en une vaste plage, occupant souvent toute la largeur de la feuille. Après leur développement, les larves

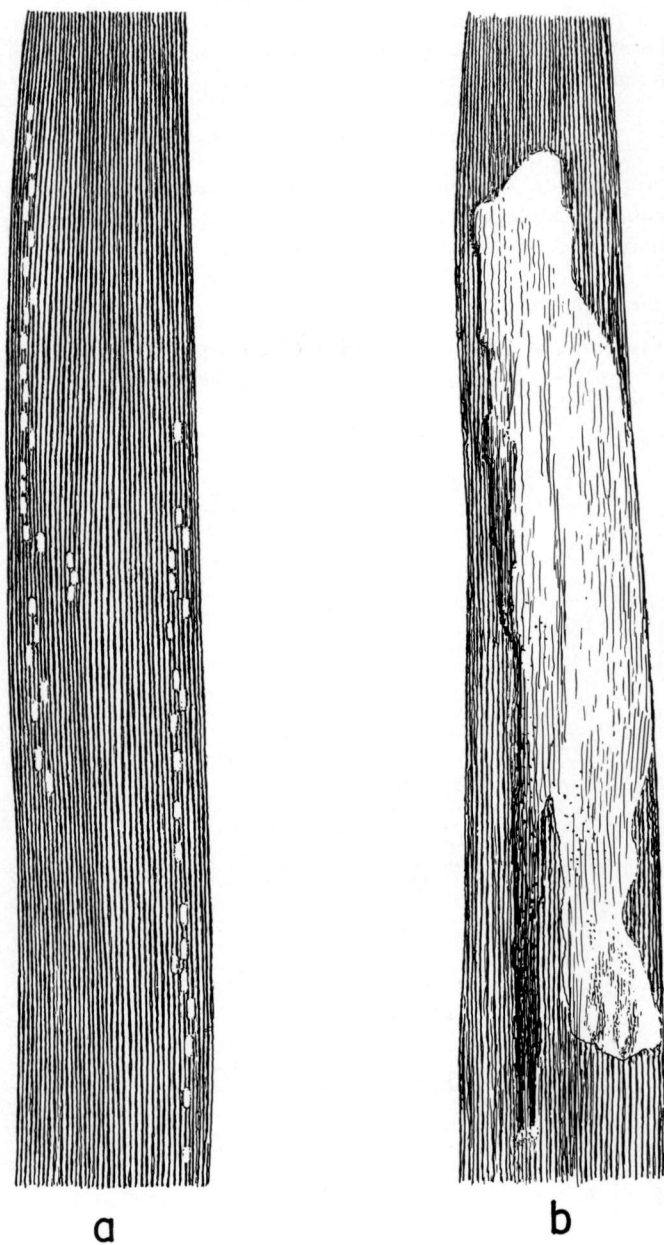


FIG. 5. — *Agromyza megalopsis*

- a) Piqûres de nutrition
- b) Mine avec 2 larves

perforent les téguments de la feuille et se laissent tomber au sol. Après s'être enfouies très peu profondément, elles se transforment en pupes. Notons toutefois que lors de fortes infestations, quelques larves peuvent se nymphoser dans la feuille.

C'est à l'état nymphal que les quatre espèces vont estiver et hiverner jusqu'au printemps suivant.

B. — Caractères biologiques spécifiques

L'étude approfondie des espèces distinguées permet de dégager un certain nombre de particularités biologiques intéressantes et spécifiques surtout pour les deux espèces dominantes *A. megalopsis* et *A. nigrella*.

a) Période d'émergence des adultes.

On constate comme dans le graphique (fig. 6) que *A. nigrella* et *A. luteitarsis* sont plus précoces que *A. megalopsis* et *A. intermittens* d'environ une semaine à 10 jours.

% adultes sortis

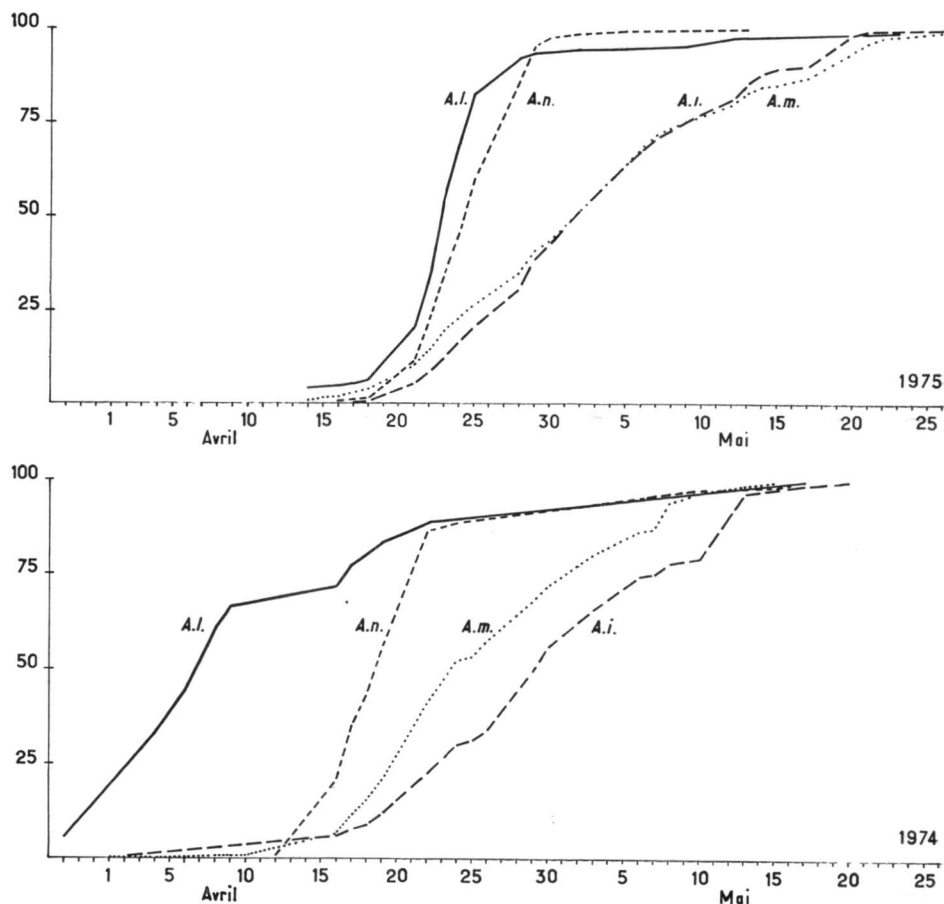


FIG. 6. — Graphique des sorties des adultes en 1974 et 1975

b) Répartition des espèces en fonction des cultures Blé-Orge.

A la suite des observations faites en 1973-1975 dans le Bassin parisien, il semble certain que les quatre espèces puissent évoluer sur Orge ; elles ont été retrouvées sur Blé à l'exception de *A. megalopsis* trouvé en un seul exemplaire. Cependant, dans les conditions naturelles, il s'avère que les espèces se répartissent différemment en fonction des cultures en présence, comme le montre le tableau récapitulatif suivant (tabl. I).

TABLEAU I

Répartition des espèces en fonction des cultures Blé et Orge
(de 1973 à 1975)

Prélèvement de feuille		<i>A. megalopsis</i>	<i>A. nigrella</i>	<i>A. intermittens</i>	<i>A. luteitarsis</i>
Orge	Nombre	5 373	33	161	31
	%	95,98	0,59	2,88	0,55
Blé tendre	Nombre	1	716	11	13
	%	0,13	96,63	1,48	1,71
Blé dur	Nombre	0	55	34	34
	%	0	44,71	27,64	27,64
Prélèvement de terre					
Orge	Nombre	5 173	145	697	104
	%	84,53	2,36	11,39	1,69
Blé	Nombre	56	1 055	690	382
	%	2,56	48,32	31,60	17,49

Ainsi on constate que *A. megalopsis* est essentiellement inféodé à l'Orge et *A. nigrella* au Blé. *A. intermittens* et *A. luteitarsis*, moins nombreux, se répartissent à peu près également sur les cultures. La différence entre les pourcentages notés pour les deux types de prélèvements tient à une certaine imprécision de la méthode des prélèvements de terre qui ne tient pas compte des pupes pouvant rester dans le sol en sautant une génération.

c) Choix de l'emplacement de ponte et caractéristiques de la mine.

Nous avons essentiellement recueilli des informations sur les deux espèces dominantes, *A. nigrella* et *A. megalopsis*. Quelle que soit l'espèce, les piqûres de nutrition sont toujours du même type et situées sur le bord de la feuille. Par contre, il n'en est pas de même pour le lieu de ponte et pour le développement de la mine consécutif à cette première étape.

A. nigrella pond sur Blé où la grande majorité des œufs sont déposés à l'apex des feuilles. Chaque feuille peut recevoir ainsi de 1 à 6 œufs (dans les conditions d'infestation que nous connaissons). Après l'incubation, l'œuf libère un jeune asticot qui mine la feuille d'une façon rectiligne. Avec la croissance de la larve, la mine s'élargit et occupe toute la largeur de la feuille. Le front de la mine est orienté vers la base de la feuille, ceci tout au long de la vie de l'asticot.

A. megalopsis pond essentiellement sur Orge où les œufs n'ont pas de situation bien définie.

Les œufs sont fréquemment déposés côte à côte, isolés par les nervures. Après un trajet assez rectiligne, étroit, dirigé vers l'apex de la feuille et correspondant au premier stade, la mine s'incurve d'un côté ou de l'autre, change d'orientation et s'élargit fortement en direction de la base de la feuille. Ce comportement n'a évidemment pas lieu si l'œuf a été pondu à la pointe de la feuille. Souvent il y a plusieurs œufs, et plusieurs larves sont observées sur le front de la mine (fig. 5 b).

d) *Nombre de générations.*

K. A. SPENCER (1973) cite une deuxième génération partielle à l'automne pour *A. megalopsis*, *A. nigrella* et *A. intermittens*.

Au cours de nos observations, nous n'avons observé une deuxième génération, très partielle que chez *A. megalopsis* en juillet-août. Nous n'avons d'ailleurs pas pu en suivre le devenir.

On peut noter aussi qu'une petite partie des pupes peut ne donner naissance à des adultes qu'au second printemps suivant.

C. — *Facteurs de la dynamique des populations*

a) *Influence des assolements, rotations et des techniques culturales.*

L'accroissement de taille des parcelles, l'intensification des productions céréalières, et la simplification des rotations favorisent le développement des ravageurs comme les *Agromyza* des Céréales dont les pupes hivernent dans le sol ayant porté la culture. En effet, ces insectes, chaque année, trouvent facilement dans leur environnement immédiat des plantes-hôtes favorables.

Le développement des techniques simplifiées de travail du sol peut également contribuer à l'accroissement des populations d'*Agromyza* en limitant l'enfouissement des pupes.

Expérimentalement nous avons testé l'action de ce facteur sur des pupes d'*A. megalopsis* et *A. nigrella*. Les résultats, portant sur cent pupes dans chaque cas, sont regroupés ci-dessous :

	Profondeur d'enfouissement (cm)	Nombre d'éclosions
<i>A. megalopsis</i>	2-3	57
	18-19	0
<i>A. nigrella</i>	2-3	70
	18-19	9

Les *Agromyza* sont très sensibles à l'enfouissement et *A. megalopsis*, plus petite, plus encore que *A. nigrella*. Signalons que déjà en 1913, WEBSTER et PARKS préconisaient des labours profonds pour lutter contre *Liriomyza* sp. sur Luzerne.

D'autres techniques influent sur les populations d'*Agromyza*. Le passage d'engrais azoté liquide, en particulier, réduit le nombre de feuilles minées sur Blé, par brûlage de la pointe des feuilles où sont localisées les pontes. Un traitement fongicide sur Blé (avec du Bénomyl) augmente au contraire le nombre de feuilles minées en évitant le dessèchement pathologique des pointes de feuilles. Dans le même ordre d'idée, signalons que les variétés sensibles à la rouille jaune, Joss et Talent par exemple, présentent moins de feuilles minées.

Les résultats rapportés ci-dessous portent sur l'examen des trois dernières feuilles, en juin, de vingt tiges dans chaque cas.

Variété	Nombre de feuilles minées	
	Sans engrais azoté liquide	Avec engrais azoté liquide
<i>Agathe</i>	42	32
<i>Durtal</i>	42	16
<i>Lakota</i>	37	13
<i>Wells</i>	32	11
	Sans bénomyl	Avec bénomyl
<i>Maris Huntsman</i>	19	40
<i>Heima</i>	22	36
<i>Capitole</i>	13	29
<i>Étoile de Choisy</i>	18	24

b) *Les ennemis naturels.*

Les auxiliaires que nous avons notés ont été obtenus à partir de nos prélèvements de pupes et à la suite d'observations sur le terrain.

Hyménoptères parasites.

Les parasites commencent à apparaître un mois après les premiers adultes au moment du développement de leurs larves. Le taux de parasitisme global semble, en France, à l'heure actuelle, être beaucoup plus faible que ceux signalés par SCHERNEY et WEIGAND (1975) en R.F.A. et DUTHOIT (1967) en Grande-Bretagne. En 1974, pour *A. megalopsis*, *nigrella*, *intermittens*, *luteitarsis*, il était respectivement 1,2-6,3-1,7-0 p. 100 et en 1975, il était de 3,0-10,20-9,3-4,5 p. 100.

Ces Hyménoptères parasites sont des *Braconidae* (*Opiinae*, *Alysiinae*) et des *Chalcidoidea*. Ces premiers résultats sont groupés dans le tableau ci-après, laissant apparaître une certaine spécificité.

Seule la biologie des *Alysiinae* a été étudiée (GRIFFITH, 1966). Le stade larvaire de l'asticot dans lequel a lieu la ponte est variable selon les espèces ; dans tous les cas le développement du parasite est différé jusqu'à la nymphose de l'hôte. Celui-ci constitue ainsi, sans être gêné, le maximum de réserves pour l'évolution ultérieure du parasite. Les pupes parasitées ne diffèrent pas des autres.

	<i>A. megalopsis</i>	<i>A. nigrella</i>	<i>A. inter-</i> <i>mittens</i>	<i>A. luteitarsis</i>
<i>Opiinae</i>				
<i>Opius maculipes</i> WESON	+		+	+
<i>Opius rudis</i> WESON	+			
<i>Opius cingulatus</i> WESON		+		
<i>Opius filicornis</i> THOMS.			+	+
<i>Alysiinae</i>				
<i>Dapsilarthra balteata</i> TH.	+			
<i>Protodacnusa tristis</i> WEES		+		
<i>Chorebus</i> sp.		+		
<i>Chalcidoidea</i>	+	+	+	+

Prédateurs.

La faune évoluant dans les champs de Céréales compte un certain nombre d'espèces prédatrices s'attaquant à de petits diptères. Leur abondance laisse supposer un rôle actif dans la régulation des populations d'*Agromyza*.

Citons *Scatophaga stercoraria* L. (diptère *Scatophagidae*), *Tachydromia cursitans* F. (diptère *Empididae*) et *Coenosia tigrina* F. (diptère *Muscidae*).

Cette dernière a été observée à plusieurs reprises, dans les cultures, capturant des *Agromyza*. Ces observations ont été confirmées au laboratoire où nous avons alimenté *Coenosia tigrina* avec des *Agromyza* et des *Delia platura* MEIGEN qu'elle capture en vol ou quand ils sont posés. Le prédateur maintient sa proie entre ses pattes antérieures, la perfore entre la tête et le thorax, ce qui a pour effet de la paralyser instantanément (PERRON, LEROUX et LA FRANCE, 1956).

c) Autres facteurs de mortalité.

Au stade adulte, on constate chez *Agromyza megalopsis* une mortalité marquée et bien supérieure à celle des trois autres espèces au moment de l'émergence ; de nombreux individus déploient mal leurs ailes et meurent. De même, on note une grande variation de taille chez les individus de cette espèce.

Au stade larvaire, nous avons aussi observé une mortalité de l'ordre de 10-15 p. 100 selon les espèces. Celle-ci est liée à l'état sanitaire de la plante (dessèchement, maladie...) et à la densité de population des larves dans les feuilles qui est parfois, sur Orge, très élevée et ne leur permet pas d'achever leur développement.

L'ensemble de ces facteurs devrait, si des pratiques agricoles ne viennent pas contrecarrer leur action, ramener naturellement les populations à des niveaux tolérables.

III. — IMPORTANCE ÉCONOMIQUE

Divers prélèvements effectués à Pithiviers (Loiret), La Minière (Yvelines), La Chapelle-La-Reine (Seine et Marne), ont montré que le Blé, l'Orge, le Triticale, le Seigle, peuvent être attaqués par les *Agromyza*. Nous n'avons pas observé de mine sur Avoine.

Remarquons que pour les cultures susceptibles d'être endommagées, aucune des nombreuses variétés examinées n'est épargnée.

Dès lors, se pose la question de savoir si les attaques d'*Agromyzidae* ont une incidence sur les rendements. Il faut en effet distinguer les dommages causés par le ravageur sur l'appareil végétatif, des répercussions économiques (quantité-qualité de la récolte).

Les seuls travaux sur ce sujet ont été réalisés par SCHERNEY et WEYGAND (1967) en R.F.A. à propos d'*Agromyza megalopsis*. Ces auteurs signalent de très fortes attaques, des densités de population très élevées, mais rapportent que les différences de rendements entre les parcelles traitées et les témoins n'étaient pas significatives.

Rappelons que les *Agromyza* attaquent les trois ou quatre dernières feuilles des céréales. En particulier sur Blé il est fréquent de voir la feuille culmaire minée jusqu'au quart ou au tiers de sa longueur à partir de la pointe. Sur Orge ou Escourgeon, les attaques ont surtout lieu sur les deux ou trois feuilles situées au-dessous de la feuille culmaire qui est très réduite.

Compte tenu des travaux récents, pas toujours concordants (BALDY, 1972-1973) concernant l'importance de la dernière feuille et des deux ou trois suivantes sur les rendements, il s'est avéré indispensable d'expérimenter pour mettre en évidence la nuisibilité de ces insectes.

En 1974 et 1975, un certain nombre d'essais ont été réalisés en liaison avec l'I.T.C.F. Ils portent sur Blé : *Capitole*, *Lakota*, *Maris Huntsman* ; sur Orge : *Carina* et *Malta*, traités avec de l'oléoparathion (250 g MA/ha) dix jours après le début des pontes.

Un certain nombre de ces essais ne sont pas exploitables dans le cadre de cette note du fait des infestations de pucerons et de rouille jaune sur Blé en 1974 et 1975.

Néanmoins, il ressort de nos expérimentations que sur Blé, en raison des infestations actuelles faibles, les attaques d'*Agromyza nigrella* n'occasionnent pas de pertes de rendements statistiquement significatives. La destruction d'une partie des feuilles ne semble pas affecter de façon sensible le rendement des cultures de Blé et ne justifie pas, avec des populations de l'ordre de une larve par feuille, la mise en œuvre de méthodes de lutte chimique.

L'Escourgeon *Malta*, fortement infesté à Gollainville (Loiret) en 1975 n'accuse pas de baisses de rendements significatives entre les parcelles traitées et les témoins. L'Orge de printemps *Carina*, soumise à de fortes infestations fournit des résultats autres et accuse une différence significative de 7,9 q/ha entre parcelles témoins et traitées.

Remarquons que cette culture a une masse végétative très réduite par rapport à l'Escourgeon et, de ce fait, ne peut compenser l'action des *Agromyza* ; ceci d'autant moins qu'en 1975, les conditions climatiques particulièrement sèches ont pu encore accroître la baisse de rendement.

Pour les Orges infestés par *A. megalopsis*, dont les populations sont importantes, il apparaît que l'Escourgeon supporte de fortes attaques sans baisse de rendement notable. Par contre, pour l'Orge de printemps, on note des baisses sensibles qui pourraient justifier, dans certain cas, des interventions ponctuelles.

Notons qu'en 1975, l'infestation des Orges au 27 mai était en moyenne, dans nos parcelles d'essais, de 0,24 œufs par feuille culmaire et 2,20, 3,44 et 4,30 œufs respectivement pour les trois feuilles précédentes.

CONCLUSIONS

Les *Agromyza* vivant aux dépens des céréales dans la région parisienne comptent actuellement quatre espèces : *A. megalopsis*, très étroitement associée à l'Orge ; *A. nigrella*, prédominante sur Blé ; *A. intermittens* et *A. luteitarsis*, qui se répartissent sur les deux cultures.

La biologie de ces quatre espèces présente une grande homogénéité.

Dans l'état actuel des pullulations, seule l'Orge de printemps accuse de façon très nette les répercussions des attaques d'*A. megalopsis* et les pertes de récoltes enregistrées pourraient parfois justifier des interventions chimiques en cours de végétation dans les conditions qui ont été décrites. Le Blé et l'Escourgeon par contre ne semblent pas être affectés de façon grave au niveau des rendements.

Il sera intéressant pour l'avenir, dans le cadre de la lutte intégrée, de préciser, en particulier pour les Orges de printemps, un seuil en dessous duquel toute intervention deviendra inutile et coûteuse. La définition de ce seuil nécessitera la mise au point d'une méthode pratique d'estimation des populations.

Reçu pour publication en juillet 1976.

SUMMARY

THE *AGROMYZA* CEREALS LEAF MINERS (DIPTERA *AGROMYZIDAE*) IN
THE PARISIAN REGION

Since 1971, in several French countries, barley and wheat are severely damaged by Dipterous leaf-miners. Actually four species live in parisian region : *Agromyza megalopsis* closely associated on barley, *A. nigrella* on wheat and *A. intermittens* and *A. luteitarsis* on both. The biology of the four species is studied ; it is very similar. With the actual population level spring barley only shows loss of yield when attacked by *A. megalopsis*. In particular conditions, plant protection with insecticid spray, are sometimes necessary, in the limits of integrated control.

We must now specify the injurious threshold.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- D'AGUILAR J., CHAMBON J.-P., 1975. Pullulations de quelques espèces du genre *Agromyza* (Dipt. *Agromyzidae*) dans les cultures de céréales en France. *La défense des Végétaux*, n° 172, 1-7.
- BALACHOWSKY A., MESNIL L., 1935. Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Vol. 1, Paris, 930-933.
- BALDY Ch., 1972. Sur l'énergie active en photosynthèse. Son utilisation par des graminées au cours de leur développement. *Ann. Agron.*, 23 (6), 685-699.
- BALDY Ch., 1973. Sur l'énergie active en photosynthèse. Son utilisation des graminées au cours de leur développement. *Ann. Agron.*, 24 (1), 1-31.
- CAMERON A. E., 1945. Insect Pests of 1944. *Trans. Highland Agric. Soc.*, 57, 54-72.
- DUTHOIT C. M. G., 1968. Cereal Leaf Miner in the South-east Region. *Pl. Path.*, 17, 61-63.
- FISCHER M., 1971. World *Opiinae*. *Index of entomophagous Insects*, 5, 190.

- GEIGENMULLER M., 1966. Beobachtungen bei einem Massenaufreten der Minierfliege *Agromyza megalopsis* HER. an Gerste. *Anz. Schädlingssk.*, **39** (4), 57-60.
- GRIFFITHS G. C. D., 1963. A revision of the palaearctic species of the *nigripes* group of the genus *Agromyza* FALL. *Tijd. Entomol.*, **106**, 113-168.
- GRIFFITHS G. C. D., 1966. The *Alysiinae* (Hym. *Braconidae*) parasites of the *Agromyzidae* (Diptera). II. — The parasites of *Agromyza* FALL. *Beitr. Entomol.*, **16**, 551-605.
- HENDEL F., 1931-1936. *Agromyzidae* in Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region, **59**, 570 p.
- HERING E. M., 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa, **1-2**, 1185 p. ; **3**, 221 pl., La Haye.
- HERING E. M., 1962. Neue Blattminen. Studien II, Die Lebensweise von *Agromyza megalopsis* HER. *Dt. ent. Z. (N.F.)*, **9** (1, 2), 32-33.
- HOBBY, 1931. The prey of *Coenosia tigrina* F., and other species of the Genus. *Proc. R. Ent. Soc. London* **6**, 13-15.
- JENSEN G. L., KOEHLER C. S., 1970. Seasonal and Distributional Abundance et Parasites of Leaf Miners of Alfalfa in California. *J. Econ. Ent.*, **63** (5), 1623-1628.
- JONES M. G., 1969. The effect of weather on frit fly (*Oscinella frit* L.) and its predators. *J. appl. Ecol.*, **6** (3), 425.
- JUDENKO E., 1973. Analytical method for assessing yield losses caused by pests on cereals crops with and without pesticides. *Tropical Pest Bul.* (1973), n° **2**, 31 p.
- KURDJUMOV N. V., 1913. The more important insects injurious to the grain crops in middle and south Russia. *Studies from the Poltava ag. exp. St.*, n° 17, 119 p., in *R.A.E.*, 1914, **2**, 172.
- MILES H. W., 1921. Observations on the Insects of grasses and their relation to the cultivated crops. *Ann. appl. biol.*, **8**, 170-181.
- PERRON J.-P., LA FRANCE J., 1952. A note on a Dipterous Predator of the Onion Maggot, *Hylemya antiqua* (Meig.). *Can. Entomol.*, **84**, 112.
- PERRON J.-P., LE ROUX E., LA FRANCE J., 1956. Notes on *Coenosia tigrina* (F.) (Diptera, *Anthomyiidae*), mainly on Habits and Rearing. *Can. Entomol.*, **88**, 608-611.
- SCHERNEY F., 1966. Zur Biologie der an Gerste minierenden Agromyzidenart *Agromyza nigrella* RONDANI (Dipt). *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, **73**, 141-146.
- SCHERNEY F., WEIGAND G., 1967. Biologie und Bekämpfung der an Gerste auftretenden Minierfliege *Agromyza nigrella* RONDANI. *Bayr. Landesanst. Bodenkult., Pflanzenbau Pflanzensch. Pflanzenschutzinformationen*, **14**, 1-4.
- SPENCER K. A., 1966. Notes on European *Agromyzidae*. I. — *Beitr. Entomol.*, **16**, 285-309.
- SPENCER K. A., 1972. Diptera, *Agromyzidae*. *Handbook for the identification of the british Insects*, **10**, Part 5 (g), 1-136.
- SPENCER K. A., 1973. *Agromyzidae (Diptera) of economic importance*, XII + 418 p., Junk, La Haye.
- WEIGAND G., 1966. Zur Problematik der Bekämpfung der an Gerste Vorkommender *Agromyza nigrella* RONDANI. *Gesunde Pflanzen*, **18**, 43-48.
- WOLFENBARGER D. O., 1958. Serpentine Leaf Miner : Brief History and Summary of a decade of control Measures in South Florida. *J. econ. Entomol.*, **51** (3), 357-359.

INCIDENCE D'UN SUBSTRAT ARTIFICIEL SEC
SUR LE COMPORTEMENT DE PONTE DES FEMELLES
DE *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES*
(R. et F.)

Irène CHAMBILLE

Laboratoire d'Entomologie et d'Écophysiologie expérimentales,
Université Paris Sud,
91405 Orsay

RÉSUMÉ

Comparaison du comportement des femelles de *Locusta* ayant pour pondre du sable humide ou un substrat artificiel sec. Un milieu absolument sec est accepté comme site de dépôt des œufs s'il est compact et si les femelles sont mises dans l'impossibilité de choisir un substrat de ponte plus favorable. Dans ces conditions on observe des perturbations passagères du comportement d'oviposition des femelles. Celles-ci effectuent de très nombreux essais de ponte infructueux retardant plus ou moins l'émission des œufs. Une fois l'inhibition levée, l'expulsion des œufs se produit normalement avec la mise en jeu des mécanismes normaux conduisant au détélescopage des segments abdominaux. Les oothèques pondues sont normales et constituées d'œufs viables et en nombre comparable à celui des oothèques pondues en milieu humide.

Cette inhibition passagère réapparaît à chacune des pontes quand les femelles sont maintenues sur le milieu sec. Toutefois ceci n'est pas suffisant pour induire un dérèglement notable du fonctionnement ovarien puisque le rythme des pontes ainsi que le nombre des œufs par oothèque sont semblables à ceux obtenus chez des femelles effectuant plusieurs pontes successives en milieu humide.

INTRODUCTION

Les femelles de criquets prennent connaissance de la nature du sol au cours des forages précédant la ponte. Elles recherchent et sélectionnent de cette façon les sites dans lesquels les œufs seront déposés. Les observations sur le terrain des lieux de ponte ainsi que de nombreuses expériences en laboratoire ont révélé l'importance des facteurs humidité, température et compacité du sol dans le choix des sites de pontes des femelles de divers acridiens tels que *Locusta migratoria migra-*

torioïdes (R. et F.) CHOUDHURI, 1956 ; POPOV, 1959 ; *Schistocerca gregaria* (FORSK.) POPOV, 1958 ; NORRIS, 1968 ; *Chorthippus parallelus* (ZETT.) et *C. brunneus* (THUNB.) CHOUDHURI, 1958 ; *Nomadacris septemfasciata* (SERV.) 1965. En particulier, l'humidité du site de ponte est très recherchée. Chez *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria*, POPOV (1958, 1959) a observé que des femelles pouvaient être amenées à forer dans des zones sèches mais ne déposaient leurs œufs que si la présence d'humidité en profondeur était perçue. Il signale des cas d'oviposition anormale (dépôt des œufs à la surface du terrain) qu'il justifie par la présence de conditions défavorables du milieu pour la ponte : parmi elles, la sécheresse et la compacité du sol. En laboratoire, l'analyse du comportement de ponte des femelles de *Locusta* démontre également l'absence de toute oviposition en milieu entièrement sec (KENNEDY, 1949, CHOUDHURI, 1956).

Cependant, il faut noter que les expériences ont été effectuées sur des femelles ayant la possibilité de choisir entre un site de ponte humide ou sec d'une part, et que d'autre part, le substrat sec offert (le sable desséché) n'offre peut être pas une compacité tout à fait souhaitable pour obtenir facilement une oviposition. Aussi, avons-nous tenté d'étudier le comportement des femelles de *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) ayant comme seul site de ponte un milieu rigoureusement sec et compact. Après plusieurs essais, le substrat retenu pour cette étude fût le polystyrène. Ce matériau, même s'il n'apporte pas les mêmes caractéristiques de compacité qu'un sol normalement humidifié, nous a permis toutefois d'observer en l'absence de toute humidité, le forage par les valves de l'oviscape, le détélescopage des segments abdominaux, l'émission des œufs et la formation d'une oothèque normale.

I. — PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les criquets destinés à cette étude comportementale proviennent d'un élevage de masse nourri au laboratoire de blé germé et de son additionné de levure. Du coton humidifié sert de source de boisson. Les adultes sont prélevés à l'âge de 15 jours environ. Ils sont répartis par couples dans des bocaux surmontés de bonnettes aérées à leur base et grillagées au sommet. Pendant toute l'expérience, l'alimentation et les conditions d'élevage restent identiques à celles qu'ils avaient antérieurement (photopériode : douze heures de lumière et d'obscurité ; thermopériode : 35°C en période éclairée, 25°C la nuit. Seuls les mâles morts sont remplacés immédiatement. La hauteur du substrat de ponte, déterminée par des expériences préliminaires est de 9 cm. Sa température fluctue parallèlement à celle qui est imposée aux animaux. Le substrat de ponte est constitué soit de sable de rivière humidifié à raison de 15 g d'eau pour 100 g de sable déshydraté, soit de 9 rondelles de polystyrène de 1 cm d'épaisseur empilées les unes sur les autres. A la surface du sable ainsi qu'à chaque centimètre de profondeur, une double couche de papier filtre permet de dénombrer les forages et d'évaluer leur profondeur. Chaque jour, l'alimentation et les substrats de ponte sont renouvelés.

Au début de l'expérience, 60 couples sont prélevés au hasard dans l'élevage de masse et répartis en 4 lots de 15.

— Jusqu'à la première ponte, les femelles des deux séries H_1 et H_2 ont pour substrat de ponte du sable humidifié, et les femelles des séries S_1 et S_2 ont pour poudre du polystyrène.

— Dès le début de l'expérience, il fut décidé qu'après la première ponte :

— Les femelles des deux séries H_1 et S_1 garderaient leur substrat initial soit respectivement le sable humide pour H_1 et le polystyrène pour S_1 .

— Les femelles des deux autres séries H_2 et S_2 auraient leur substrat de ponte interchangé ; le nouveau substrat de ponte sera donc le polystyrène pour les femelles H_2 et le sable humide pour les femelles S_2 .

Dans chaque série, la mortalité des femelles, le délai d'apparition de leur premier forage et de leur première ponte, l'activité de forage, le rythme des pontes et le nombre d'œufs par oothèque sont notés. Tous ces résultats sont analysés pour les cinq premières pontes, stade pour lequel la mortalité des femelles en expérience vient à dépasser 50 p. 100 (tabl. 1).

TABLEAU I

Pourcentages de mortalité des femelles calculés depuis le jour « J » : début de l'expérience

Séries	de J à P ₁ (%)	de J à P ₂ (%)	de J à P ₃ (%)	de J à P ₄ (%)	de J à P ₅ (%)
H ₁	0	6	26	33	53
H ₂	0	20	46	46	53
S ₁	0	6	20	46	66
S ₂	0	0	20	46	53

TERMES UTILISÉS

En ce qui concerne l'activité de forage des femelles, nous appellerons :

— *forages négatifs (essais négatifs)* : les forages effectués par les femelles dans le substrat de ponte non suivis d'émission d'œufs ;

— *forages positifs (essais positifs)* : les forages qui conduisent à l'émission normale des œufs dans le substrats de ponte ;

— *forages totaux (essais totaux)* : la somme des forages négatifs et positifs ;

— *le délai d'apparition du premier forage* : le temps écoulé entre le jour « J » début de l'expérience et le jour où est effectué le premier forage (positif ou négatif) de la première ponte ;

— *le délai d'apparition de la première ponte* : le temps écoulé entre le jour « J » et le jour du dépôt de la première ponte ;

— *la rapidité dans l'accomplissement de la ponte* : temps écoulé entre le jour où est effectué le premier forage (annonçant l'imminence de la ponte) et le jour du dépôt de cette ponte.

II. — RÉSULTATS

A. — Caractères généraux du comportement de ponte des femelles témoins

1^o Première ponte.

Rappelons que, pour cette ponte, les femelles témoins sont les femelles H₁ et H₂. Elles ont pour pondre le sable humide. Bien que ce milieu soit très favorable à une oviposition normale, on observe certaines variations comportementales chez les femelles. Ces variations concernent le nombre des forages négatifs faits par une même femelle avant de pondre, ainsi que la rapidité pour qu'elle accomplisse sa ponte.

Nos relevés étant faits une fois par jour, on observe parmi les femelles témoins :

a) des femelles qui pondent immédiatement dès le premier forage et par conséquent n'effectuent pas de forage négatif ;

b) des femelles qui font plusieurs forages négatifs avant de pondre ; la ponte étant réalisée moins de vingt-quatre heures après le premier essai ;

c) des femelles qui pondent après plusieurs essais négatifs échelonnés sur des périodes de vingt-quatre heures ou quarante-huit heures après le premier forage. Ces femelles peu actives les jours précédant celui de la ponte forent généralement peu profondément dans le sol. Les forages ne dépassent guère 1 cm de profondeur, alors qu'une ponte normale atteint en moyenne 6 cm de profondeur. J_1 étant pour chaque femelle le jour de son premier forage, on observe à la première ponte parmi les 30 femelles témoins, 22 femelles qui pondent ce même jour (soit en moins de vingt-quatre heures, (φ_1)) ; 6 femelles qui pondent le second jour (soit plus de vingt-quatre heures après leur premier essai ; (φ_2)) ; et une femelle qui pond quarante-huit heures après son premier essai négatif (φ_3).

TABLEAU 2

Distribution des femelles selon la rapidité dans l'accomplissement de la ponte

Séries		P ₁			P ₂			P ₃			P ₄			P ₅		
		φ_1	φ_2	φ_3	φ_1	φ_2	φ_3	φ_1	φ_2	φ_3	φ_1	φ_2	φ_3	φ_1	φ_2	φ_3
H ₁	Distribution	12 ⁽¹⁾	2	0	13	1	0	11	0	0	8 ⁽¹⁾	1	0	7	0	0
	(%)	85,7	14,3	0	92,8	7,2	0	100	0	0	88,9	11,1	0	100	0	0
H ₂	Distribution	10	4	1	6	4	2	3	5	0	5	3	0	5	2	0
	(%)	66,6	26,7	6,7	50,0	33,3	16,7	37,5	62,5	0	62,5	37,5	0	71,4	28,6	0
S ₁	Distribution	9	5	1	11	3	0	6	5	1	6	2	0	4	0	1
	(%)	60,0	33,3	6,7	78,6	21,4	0	50,0	41,7	8,3	75,0	25,0	0	80,0	0	20,0
S ₂	Distribution	8	6	1	14	1	0	11	1	0	7	1	0	7	0	0
	(%)	53,3	40,0	6,7	93,3	6,7	0	91,7	8,3	0	87,5	12,5	0	100	0	0

⁽¹⁾ Une φ en P₁ et une femelle en P₄ pondent en surface sans forage préalable du substrat.

φ_1 : Femelles qui pondent moins de vingt-quatre heures après leur premier forage.

φ_2 : Femelles qui pondent après vingt-quatre heures de forage.

φ_3 : Femelles qui pondent après quarante-huit heures de forage.

Enfin, une femelle a abandonné ses œufs à la surface du sable sans forer au préalable (tabl. II).

Le délai moyen d'apparition du premier forage annonçant l'imminence de la première ponte est de $7,1 \pm 1,1$ jours (29 femelles forant). Compte tenu du retard

TABLEAU 3

Activité de forage, à la première ponte, des femelles de Locusta soumises à un substrat de ponte humide ou sec

Séries		Une femelle pond en surface		♀ 1		♀ 2		♀ 3		Totalité des femelles	
		Essais négatifs	Essais totaux	Essais négatifs	Essais totaux	Essais négatifs	Essais totaux	Essais négatifs	Essais totaux	Essais négatifs	Essais totaux
H ₁ + H ₂		0	0	20	42	16	22	4	5	40	69
	$m \pm S^*$	—	—	$0,91 \pm 0,86$	$1,91 \pm 0,86$	$2,66 \pm 0,82$	$3,66 \pm 0,82$	4	5	$1,33 \pm 1,24$	$2,30 \pm 1,29$
S ₁ + S ₂				126	143	156	167	28	30	310	340
	m			7,41	8,41	14,18	15,18	14,0	15,0	10,33	11,33

(*) S = écart type à la moyenne.

mis par certaines femelles pour pondre, le délai moyen du dépôt de la première ponte est légèrement supérieur au délai moyen d'apparition du premier forage. Ce délai de ponte est de $7,43 \pm 1,19$ jours.

Activité de forage.

D'une façon générale on peut admettre que le nombre moyen de forages négatifs par femelle quelle que soit la rapidité du dépôt de la ponte est de $1,33 \pm 1,24$ (tabl. 3, 5^e col.).

Si l'on tient compte de la relation jour de ponte, jour d'apparition du premier forage, nous observons que le nombre moyen des forages négatifs varie entre 1 et 4.

2° Activité de forage à la deuxième ponte et pontes suivantes.

Des deux séries précédemment étudiées, seules les femelles H_1 conservent le sable humide pour la seconde ponte et les pontes suivantes.

A la deuxième ponte, les variations comportementales des femelles diminuent. D'une part, 13 femelles sur 14 (93 p. 100) pondent le jour même du premier forage (tabl. 2) ; d'autre part, les femelles qui pondent immédiatement dès le premier essai sont en plus grand nombre (fig. 1 ; cf. a et b). Il en résulte une légère baisse de la

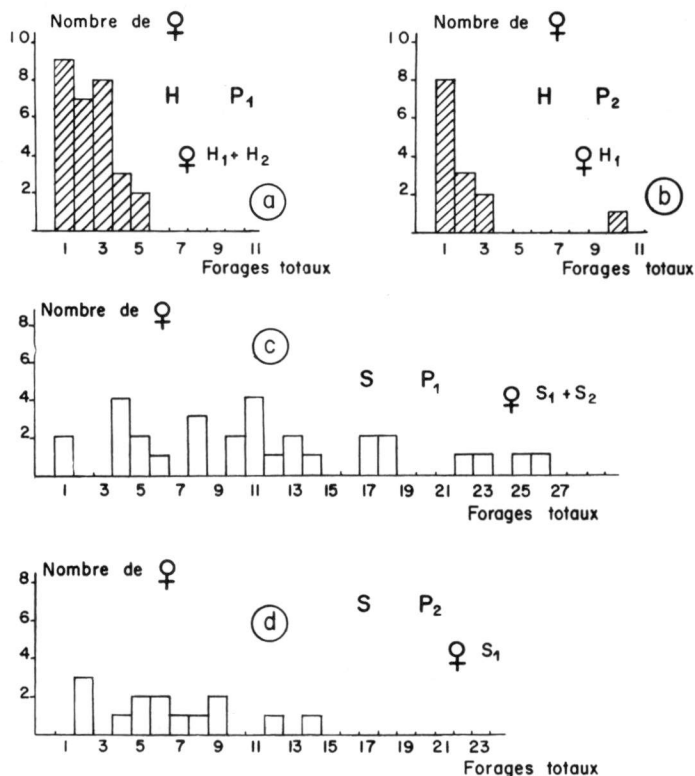


FIG. 1. — Activité de forage des femelles de *Locusta migratoria* soumises à un substrat de ponte humide (H) ou sec (S)

P_1 : première ponte,
 P_2 : deuxième ponte.

moyenne des forages totaux (tabl. 4) qui toutefois ne se différencie pas significativement de la moyenne observée à la première ponte. Peut-on envisager que, pour un milieu identique et favorable à une bonne oviposition, les mêmes femelles aient plus de facilité à exécuter la seconde ponte que la première. Il est à signaler que la femelle ayant abandonné à la première ponte ses œufs en surface sans aucun forage du substrat, a effectué normalement sa seconde ponte dans le sable humide après un seul essai négatif. Cette même femelle a également pondu une troisième et quatrième fois normalement dans le substrat de ponte avant de mourir.

Au cours des pontes suivantes, l'homogénéité du comportement se maintient. (tabl. 4).

L'accomplissement de la ponte est plus rapide et précédée d'un nombre d'essais négatifs plus faible. Une seule ponte en surface a de nouveau été observée sans qu'il y ait eu forage du substrat par la femelle. Il s'agit de la quatrième ponte d'une femelle différente de celle précédemment mentionnée.

TABLEAU 4

*Activité de forage pour les cinq premières pontes
des femelles de Locusta soumises à un substrat de ponte sec ou humide*

Séries		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅
H ₁	Forages totaux	35 ⁽¹⁾	30	22	17 ⁽¹⁾	12
	$m \pm s$	2,33 $\pm$ 1,24	2,14 $\pm$ 2,4	2,0 $\pm$ 1,1	1,70 $\pm$ 1,3	1,71 $\pm$ 1,7
H ₂	Forages totaux	34	129	88	84	55
	$m \pm s$	2,26 $\pm$ 1,38	10,75	11,0	10,50	7,86
S ₁	Forages totaux	175	91	112	53	36
	$m =$	11,66	6,50	9,33	6,62	7,2
S ₂	Forages totaux	165	22	28	20	14
	$m \pm s$	11,0	1,46 $\pm$ 0,7	2,33 $\pm$ 2,9	2,50 $\pm$ 2,1	2,0 $\pm$ 1,1

⁽¹⁾ Une femelle en P₁, une femelle en P₄ pondent à la surface du sable sans forage préalable.

3° Rythme de ponte. Nombre d'œufs par oothèque.

Les délais moyens entre deux pontes successives sont constants (tabl. 5). Dans nos conditions d'élevage, pour les critères d'alimentation, de photopériode et thermopériode définis précédemment, les femelles de *Locusta migratoria* effectuent leurs pontes dans le sable humide très régulièrement selon un rythme compris entre trois et quatre jours.

Le nombre moyen d'œufs déposés par oothèque dans le sable humide par les

femelles témoins croît de la première à la troisième ponte (tabl. 6). Nous constatons également que ces mêmes femelles pondent en moyenne plus d'œufs à la quatrième et cinquième ponte qu'à la première. Il semblerait donc qu'il y ait au cours du temps une amélioration du fonctionnement ovarien chez les femelles de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), comme cela a été signalé par LAUNOIS (1972) chez les femelles de *L. m. capito* (SAUSS.) étudiées dans la nature.

TABLEAU 5

Délais moyens entre deux pontes successives

Séries	P ₁ à P ₂	P ₂ à P ₃	P ₃ à P ₄	P ₄ à P ₅
H ₁	3,57 ± 0,65	3,45 ± 0,52	3,60 ± 0,52	3,71 ± 0,75
H ₂	3,83 ± 0,98	3,75 ± 0,46	3,25 ± 0,70	3,85 ± 0,69
S ₁	3,78 ± 0,89	3,46 ± 0,62	3,25 ± 0,46	3,6 ± 0,55
S ₂	3,53 ± 0,52	3,41 ± 0,66	3,75 ± 0,88	3,28 ± 0,48

B. — *Comportement de ponte des femelles ayant un substrat de ponte sec*

1° *Première ponte.*

Les femelles mises en présence du substrat sec jusqu'à la première ponte sont les femelles des deux séries S₁ + S₂. Elles effectuent leur premier forage en moyenne 7,7 ± 1,86 jours après le début de l'expérience (délai moyen des témoins = 7,1 ± 1,1 jours). Parmi les 30 femelles étudiées, 17 pondent moins de vingt-quatre heures après le premier forage négatif, 11 pondent vingt-quatre heures après et 2 pondent après quarante-huit heures de forage. Le substrat sec ne retarde pas significativement le dépôt de la première ponte qui a lieu pour ces femelles après un délai moyen de 8,2 ± 1,71 jours.

Activité de forage.

Toutes les femelles mises en présence du polystyrène forent et pondent dans ce substrat ; mais leur comportement est momentanément perturbé. En effet, la moyenne des forages négatifs par femelle (évalué par la moyenne des forages en surface) est considérablement élevée comparativement à celle des femelles pondant dans le sable humide.

Nous constatons qu'une femelle fait en moyenne huit fois plus d'essais négatifs dans le polystyrène que dans le sable humide (tabl. 3, 5^e col.). Cette augmentation très importante de l'activité moyenne de forage de ces femelles n'est pas uniquement la conséquence de l'activité accrue des femelles forant pendant plus de vingt-quatre ou quarante-huit heures. Les femelles déposant leurs œufs dans ce milieu en moins de vingt-quatre heures font également huit fois plus d'essais négatifs que leurs homologues pondant en milieu humide (tabl. 3, 2^e col.).

Il peut être intéressant de constater par ailleurs, que les femelles en retard sur les précédentes ne maintiennent pas proportionnellement cette contre-performance, bien que leur activité de forage soit toujours supérieure (tabl. 3, 3^e, 4^e col.). Ainsi, la présence du substrat sec ne bloque pas définitivement le comportement de ponte des femelles gravides de *Locusta migratoria*.

Après un essai négatif, d'autres tentatives sont faites jusqu'à ce que la ponte ait lieu. Cet aboutissement se produit plus ou moins vite selon les femelles après un nombre d'essais plus ou moins grand.

Dans cette étude comportementale nous devons donc tenir compte de la variabilité individuelle. La représentation, sous forme d'histogramme, des fréquences des forages (totaux) de ces femelles donne un aperçu de l'importance des variations individuelles, et d'une plus grande hétérogénéité du comportement des femelles de *Locusta* due à la seule présence du substrat sec (fig. 1, cf. a et c).

2^o Activité de forage à la deuxième ponte et pour les pontes suivantes.

Seules les femelles de la série S₁ sont maintenues sur le milieu sec après leur première ponte.

A la deuxième ponte, le nombre moyen des forages totaux par femelle décroît notablement (tabl. 4). On observe une plus grande homogénéité du comportement de ponte (fig. 1, cf. c et d) qui peut correspondre à une certaine adaptation au milieu ; à une certaine facilité pour pondre ou à un meilleur fonctionnement ovarien comme cela a été observé chez les femelles témoins. Pour l'ensemble des femelles, la ponte est plus rapide car émise dans les premières vingt-quatre heures (tabl. 2) après le premier forage négatif. Malgré tout, les pontes sont déposées en milieu sec après de très nombreux essais comparativement à ceux réalisés par les femelles pendant en milieu humide.

TABLEAU 6

Nombre total et moyenne des œufs déposés dans les deux milieux pour les 5 premières pontes

Séries		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅
H ₁	Total	1 061	1 031	827	747	515
	$m \pm s$	70,7 $\pm$ 5,9	73,6 $\pm$ 4,4	75,2 $\pm$ 5,2	74,7 $\pm$ 7,4	73,6 $\pm$ 12,4
H ₂	Total	1 036	922	610	626	543
	$m \pm s$	69,1 $\pm$ 9,2	76,8 $\pm$ 12,2	76,25 $\pm$ 9,4	78,2 $\pm$ 10,4	77,6 $\pm$ 10,6
S ₁	Total	1 065	1 031	909	623	404
	$m \pm s$	71,0 $\pm$ 8,5	73,6 $\pm$ 9,7	75,7 $\pm$ 8,4	77,9 $\pm$ 12,6	80,8 $\pm$ 17,4
S ₂	Total	1 034	1 071	900	580	495
	$m + s$	68,9 $\pm$ 14,2	71,4 $\pm$ 10,9	75,0 $\pm$ 13,3	72,5 $\pm$ 8,3	70,7 $\pm$ 9,0

Au cours des pontes suivantes, l'activité de forage de ces femelles reste encore très élevée et les retards sont plus ou moins accusés selon les femelles ce qui implique que, s'il y a adaptation au substrat sec, celle-ci est très incomplète.

3° Rythme de ponte, nombre d'œufs par oothèque.

Les femelles soumises au substrat sec pondent régulièrement. Les délais moyens entre deux pontes successives sont compris entre trois et quatre jours (tabl. 5) ; temps identique à celui des femelles témoins. Ceci est intéressant compte tenu de l'existence, à chaque ponte, d'une proportion quelquefois importante de femelles retardées dans le dépôt de leurs œufs.

La maturation des ovocytes s'effectue donc selon un certain rythme (dépendant surtout des individus et de leurs conditions d'élevage) que les perturbations momentanées du comportement de ponte des femelles ne semblent pas affecter. Le nombre moyen d'œufs déposés par ponte en milieu sec ne diffère pas significativement de celui des œufs pondus par les femelles témoins en milieu humide (tabl. 6). Comme précédemment, nous observons une augmentation du nombre moyen d'œufs pondus, qui, dans cette série, persiste jusqu'à la cinquième ponte.

C. — Comportement des femelles subissant une interversion du substrat de ponte.

1° Série S₂.

Les femelles venant du polystyrène et mises en présence de sable humide à leur deuxième ponte découvrent à ce moment-là un substrat beaucoup plus favorable. Comme il fallait s'y attendre, le nombre moyen des forages totaux par femelle décroît de façon très importante (tabl. 4) et la ponte est plus rapide. En fait, leur comportement à la deuxième ponte (fig. 2 a) et aux pontes suivantes est identique à celui des femelles témoins.

2° Série H₂.

Les femelles essayant le polystyrène à leur deuxième ponte ont un comportement perturbé comparable à celui des femelles S₁. Les forages négatifs précédant l'émission des œufs sont nombreux. Signalons même le cas extrême d'une femelle qui a effectué 47 essais négatifs avant de pondre manifestant de la sorte une activité de forage largement supérieure à celles des autres femelles de la série. Il en résulte une élévation de la moyenne des essais totaux (tabl. 4) qui, hormis cette femelle particulière, est de 7,36. Comme nous pouvons le constater en fig. 2 b ; la distribution des forages des femelles de cette série est voisine de celle des femelles S₁ à leur deuxième ponte. Par contre, les pontes sont plus retardées puisque 50 p. 100 seulement des femelles déposent leurs oothèques en moins de vingt-quatre heures (tabl. 2).

Au cours des pontes suivantes, le comportement des femelles reste celui qui correspond à l'obligation de pondre en milieu sec. On observe, à chaque fois, une incitation des femelles au forage.

Nous constatons donc que, l'intervention, après la première ponte, du substrat imposé aux femelles des 2 séries H₂ et S₂, a provoqué, à la ponte suivante, l'apparition d'une attitude comportementale en rapport avec le nouveau type de substrat

imposé. Ces changements de comportement n'ont pas engendré de perturbations physiologiques des femelles (comparaison du rythme des pontes et du nombre d'œufs par oothèque avec ceux des séries H₁ et S₁ : tabl. 5 et 6).

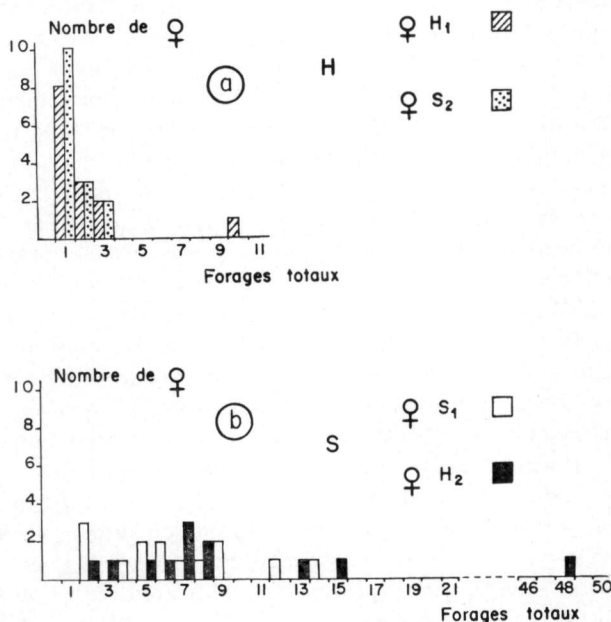


FIG. 2. — *Activité de forage des femelles de Locusta migratoria lors de la deuxième ponte avec ou sans changement de substrat*
H : milieu humide,
S : milieu sec.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les femelles du criquet migrateur sont capables de forer et de pondre dans un milieu sec lorsque celui-ci est compact. Ce résultat est conforme aux observations faites par DESCAMPS (1961) et vient donc en contradiction avec les conclusions des autres auteurs selon lesquelles il n'y a pas expérimentalement de ponte en milieu sec. La contradiction est due en fait à ce que l'étude du facteur humidité sur le comportement de ponte des femelles de criquets n'est pas abordée de la même façon d'une part, et que, d'autre part, dans un tel comportement, il est difficile de dissocier le rôle de l'humidité du sol de celui de sa compacité.

Dans la plupart des expériences réalisées au laboratoire, les femelles ont pour pondre le choix entre des pondoires de sable normalement humidifié et des pondoires de sable entièrement déshydraté. Dans ces conditions, toutes les oothèques sont récoltées dans les pondoires de sable humide. Or, ainsi que l'a déjà remarquer KENNEDY (1949), le sable sec ne répond pas aux besoins des femelles prêtes à pondre. Il n'a pas les qualités physiques requises permettant aux femelles gravides d'exécuter leur travail de forage. Celui-ci n'est efficace que si les valves de l'ovipositeur peuvent creuser dans le substrat un trou dont les parois restent suffisamment rigides.

Aussi, l'écoulement permanent du sable sec ne facilite pas le travail des femelles. Elles abandonnent très rapidement leurs essais de forage qui le plus souvent restent assez superficiels. Dès l'instant où le sable est rendu compact par addition de paraffine médicinale, on observe des forages de profondeur normale (KENNEDY, 1949 ; WOODROW, 1965). Toutefois aucun œuf n'est déposé dans ce milieu ; et KENNEDY émet l'hypothèse d'un effet inhibiteur de la paraffine. Mais il faut noter que, de nouveau, dans ces expériences, les femelles de criquets ont encore le choix entre soit du sable humide et du sable paraffiné, soit du sable paraffiné et du sable rendu compact par addition d'eau et de paraffine médicinale.

De même, nous avons remarquer au laboratoire que des femelles de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) ayant le choix entre du sable humide et du polystyrène forent dans les deux types de pondoirs. Toutefois la préférence pour le sable humide est fortement marquée quant à l'émission des œufs puisque 5 p. 100 seulement des oothèques sont déposées dans les pondoirs secs. Toutes ces expériences révèlent l'importance de la compacité du milieu sur le forage ainsi que la préférence des femelles à utiliser les sols humides pour déposer leurs œufs. Elles montrent cependant que les femelles sont capables de pondre en milieu sec.

Sur le plan écologique, ce résultat peut se révéler très important. En effet, il a été démontré très récemment que la présence de matière spumeuse d'une oothèque en place protège les œufs d'une dessiccation rapide (PAPILLON, 1970). Ainsi, si une femelle dépose son oothèque dans un milieu sec et non en surface de celui-ci comme on le croyait généralement jusqu'à maintenant, ses œufs deviennent moins vulnérables et pourront se développer si quelque précipitation occulte ou quelque pluie interviennent dans les jours qui suivent la ponte. De plus, en période de sécheresse, les œufs ne sont pas toujours détruits car ils sont capables de résister soit par un arrêt temporaire soit par un ralentissement du développement embryonnaire (REMAUDIERE, 1954 ; DESCHAMPS, 1961) : la conséquence en est la simultanété des éclosions conduisant à des pullulations larvaires lorsque les conditions deviennent plus favorables. Enfin, notons qu'une faible humidité du sol (0,5 ml d'eau pour 100 g de sable) permet le développement des œufs de *Locusta migratoria* jusqu'à l'éclosion (SHULOV, 1970).

Dans nos conditions expérimentales, les femelles pondent en milieu sec et nous n'observons pas d'effet défavorable de ce substrat sur la précocité d'apparition des forages annonçant l'imminence du dépôt de la première ponte. En effet, les femelles présentent les premiers signes du comportement de ponte en moyenne 7,5 jours après le début de l'expérience quel que soit le degré d'humidité de leur milieu de ponte. La mise en présence d'un milieu de ponte sec ou humide pendant une période de huit jours ne provoque donc aucune modification de la durée de la maturation sexuelle des femelles. Celle-ci est probablement beaucoup plus dépendante des facteurs externes comme la température, l'humidité relative, l'éclairement, les apports nutritionnels (qualité et quantité) représentant le milieu vital des femelles expérimentées.

En milieu humide, les femelles déposent leurs œufs en moyenne après leur deuxième tentative de ponte. En milieu sec, les femelles sont perturbées dès l'instant où les premiers forages exploratoires sont tentés. La connaissance du milieu de ponte s'effectuant au cours des forages les femelles perturbées par le milieu défavorable renouvèlent de façon plus ou moins importante leurs tentatives de ponte jusqu'à

ce que la ponte soit effectuée. Tout se passe comme si les femelles étaient incitées à rechercher un site de ponte plus favorable. Toutefois on peut observer que les variations individuelles sont considérables et telles que nous ne pouvons plus assimiler la courbe de distribution des fréquences de l'activité de forage à la première ponte d'une petite population de 30 femelles à une courbe de distribution normale. Certaines explications peuvent être formulées pour comprendre ces variations individuelles. Celles-ci peuvent être la conséquence d'une perception plus ou moins bonne par les femelles de la présence ou non du stimulus humidité. Toutefois, la réponse comportementale d'une même femelle à un même milieu varie d'une ponte à l'autre. En milieu défavorable, l'effet est très net. Ce ne sont pas toujours les mêmes femelles qui pondent le plus rapidement ou qui effectuent le moins d'essais avant de déposer leurs œufs. Aussi, pour expliquer ces variations, devons-nous tenir compte de facteurs supplémentaires dont la motivation constituée par l'ensemble des facteurs internes qui incitent l'animal à pondre et déclenchent par conséquent les réactions séquentielles du comportement. Ceci conduit à distinguer des femelles dont le besoin de pondre est plus ou moins urgent. Les femelles très motivées seraient celles qui émettent leurs œufs dès le premier essai quelle que soit la nature du substrat imposé. En fait, l'acte comportemental résulte d'une interaction stimulation-motivation.

Dans nos conditions expérimentales, les femelles sont soumises à une période d'obscurité de 12 heures pendant laquelle la température décroît rapidement jusqu'à 25°C. Nous savons que la reproduction des *Locusta* est possible à cette température quand l'éclairement est continu, mais elle est ralentie (HAMILTON, 1950). Les expériences de CHOUDHURI (1956) ont montré que des criquets femelles pondent de préférence dans des pondoires maintenus à des températures supérieures à 25°C. On peut penser qu'une température un peu basse contribue à retarder la ponte en agissant soit sur le métabolisme général de l'animal, soit par l'intermédiaire d'informations nerveuses ou par ces deux actions à la fois, l'une n'excluant pas l'autre. On peut alors envisager que des femelles retardées dans l'exécution de leur ponte par l'influence néfaste d'un substrat inadéquat et les conditions nocturnes peu favorables, reprennent une activité diurne de forage plus intense résultant d'une motivation plus forte.

Les perturbations du comportement de ponte en milieu sec ne modifient pas les caractères physiologiques de reproduction des femelles. D'une part, nous n'observons pas d'augmentation du délai d'apparition de la première ponte. D'autre part, le rythme de ponte des femelles mises en présence du milieu sec n'est pas affecté. Le nombre moyen d'œufs émis par femelle à chaque ponte en milieu sec n'est pas différent de celui émis par femelle en milieu humide. Enfin, les œufs pondus dans le polystyrène et mis immédiatement à incuber dans du sable humide éclosent dans les mêmes délais et proportions que ceux pondus en milieu humide. La vitellogenèse s'effectue donc normalement. Elle dépend des caractères physiologiques de la femelle ainsi que des conditions dans lesquelles elle est élevée au laboratoire. Les perturbations ressenties par les femelles au moment de la ponte en milieu sec ne sont pas suffisantes dans nos expériences pour provoquer un dérèglement notable du fonctionnement ovarien.

Reçu pour publication en août 1976.

REMERCIEMENTS

Je remercie très vivement M. le professeur J. R. LE BERRE pour les précieux conseils qu'il m'a prodigués tout au long de ce travail.

SUMMARY

EFFECT OF AN ARTIFICIAL DRY SUBSTRATUM ON THE OVIPOSITION BEHAVIOUR OF *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES* (R. F.)

Comparative analysis of oviposition behaviour by *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) in response to damp sand or artificial dry substratum. An absolutely dry substratum as oviposition site is accepted provided that it is compact and females are forced to lay in without any choice. In these conditions, the behaviour of laying is disturbed. Females make many unsuccessful attempts and sometimes lay their eggs after a delay of 24 hours or 48 hours. So, total rejection of the extra dry substratum does not occur. When the inhibition is abolished, the extrusion of froth and viable eggs occurs normally after the abdomen is fully extended. Pods are properly formed with the same number of eggs as those which are laying in the damp sand.

This temporary inhibition reappears at each laying when the females are kept on a dry substratum. However, it does not induce noticeable troubles in ovarian function because there are no differences between any moist and dry substratums in the rhythm of laying and number of eggs laid.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHOUDHURI J. C. B., 1956. Experimental studies on the selection of oviposition sites by *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.). *Locusta*, **4**, 23-34.
- CHOUDHURI J. C. B., 1958. Experimental studies on the choice of oviposition sites by two species of *Chorthippus* (Orthoptera, Acrididae). *J. Anim. Ecol.*, **27**, 201-216.
- DESCHAMPS M., 1961. Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger. Région de Niakhar. *Locusta*, **8**, 28 p.
- HAMILTON A. G., 1950. Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African Locusts: *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. and *Schistocerca gregaria* FORSK. *Trans. Roy. Ent. Soc., London*, **101**, 1-58.
- KENNEDY J. S., 1949. A preliminary analysis of oviposition behaviour by *Locusta* (Orthoptera, Acrididae) in relation to moisture. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)*, **24**, 83-89.
- LAUNOIS M., 1972. Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* SAUSS. dans la nature. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., **5**, 55-116.
- NORRIS M. J., 1968. Laboratory experiments on oviposition responses of the desert Locust, *Schistocerca gregaria* FORSK. *Anti-Locust Bull.*, **43**, 147.
- PAPILLON M., 1970. Influence de la substance spumeuse des oothèques sur la viabilité des œufs et des larves du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* FORSK.) en phase grégaire. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **270**, 1616-1619.
- POPOV G. B., 1958. Ecological studies on oviposition by swarms of the desert Locust (*Schistocerca gregaria* FORSKAL) in eastern Africa. *Anti-Locust Bull.*, **31**, 1-70.
- POPOV G. B., 1959. Ecological studies on oviposition by *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) in its outbreak area in the French Sudan. *Locusta*, n° 6, 1-63.
- REMAUDIÈRE G., 1954. Étude écologique de *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. *Locusta*, n° 2, 248 p.
- SHULOV A. S., 1970. The development of eggs of the red Locust *Nomadacris septemfasciata* SERV. and the African Migratory Locust *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. and its interruption under particular conditions of humidity. *Anti-Locust Bull.*, n° 48, 1-22.
- WOODROW D. F., 1965. Laboratory analysis of oviposition behaviour in the red Locust *Nomadacris septemfasciata* SERV. *Bull. Entomol. Res.*, **55**, 733-745.

CHRONIQUE DES LIVRES

ORDISH (G.), 1976. — THE CONSTANT PEST. A SHORT HISTORY OF PESTS AND THEIR CONTROL. — London, Peter Davies Ltd, 240 p., 22 fig.

Ce récent ouvrage de George ORDISH est publié au bon moment, par un auteur très compétent. Il est, en effet, paradoxal que l'historique de nos connaissances sur les ennemis des cultures et sur les moyens de lutte susceptibles de leur être opposées n'ait pas été fait plus tôt. Divers traités et ouvrages sur l'entomologie appliquée ou la phytopathologie mentionnent, évidemment, certains points d'histoire de ces disciplines mais jamais de façon complète. G. ORDISH, auteur d'une dizaine de livres relatifs aux problèmes phytosanitaires à diverses époques et dans différentes régions du monde était bien placé pour rédiger cette synthèse, intéressant l'histoire de la lutte contre les parasites et les ravageurs depuis le Néolithique jusqu'à nos jours. L'exposé très clair, truffé de maintes anecdotes et fondé sur une importante documentation, suit l'évolution des croyances, des faits, et des conceptions en distinguant huit grandes périodes qui correspondent chacune à un chapitre :

Du Néolithique aux Temps bibliques ; l'époque gréco-romaine, le Moyen Age, les ^{xvi}^e et ^{xvii}^e siècles, le ^{xviii}^e siècle, la première moitié du ^{xix}^e siècle, la seconde moitié de ce siècle, le ^{xx}^e siècle.

Outre les données souvent légendaires de l'antiquité et du Moyen Age, l'auteur rappelle les progrès des connaissances dus aux grands naturalistes tels RÉAUMUR, BONNET, BUFFON, DAUVIN, RILEY, HOWARD, UVAROV, MARCHAL, mais la contribution parfois considérable d'une foule de noms moins illustres est soulignée.

Les dernières pages consacrées aux perspectives de développement des recherches et des applications insistent sur la nécessité d'une alternative aux traitements chimiques par un recours de plus en plus large aux diverses méthodes de lutte biologique, selon les concepts de la lutte intégrée. Ainsi que l'indique l'auteur cela suppose notamment un accroissement des collaborations internationales du type de celle mise en œuvre par l'O.I.L.B.

B. H.

TABLE DES MATIÈRES

H. ABDUL-NOUR. — Les <i>Dryininae</i> du sud de la France (Hym., <i>Dryinidae</i>). Notes taxonomiques et biologiques : description de deux nouveaux genres	265
M. Y. Y. AHMED, E. A. ELBABRY, Y. S. SALEM. — Effects of gamma radiation on the reproductive organs of the southern cowpea weevil <i>Callosobruchus maculatus</i> F. (Effets des radiations gamma sur les organes reproducteurs de <i>Callosobruchus maculatus</i> F)	279
M. Y. Y. AHMED, Y. S. SALEM, E. A. ELBADRY. — The reproductive system of the southern cowpea weevil, <i>Callosobruchus maculatus</i> F. (Col. <i>Bruchidae</i>) (Le système reproducteur de <i>Callosobruchus maculatus</i> F. (Col. <i>Bruchidae</i>))	13
F. BIGLER, A. FERRAN, J. P. LYON. — L'élevage larvaire de deux prédateurs aphidiphages (<i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>Chrysopa perla</i> L.) à l'aide de différents milieux artificiels	551
L. BONNEMAISON. — Action de l'effet de groupe et de deux analogues de l'hormone juvénile sur <i>Brevicoryne brassicae</i> L. (Homoptères, <i>Aphididae</i>).	289
M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Dégradation oxydative de l'acide ascorbique dans les milieux d'alimentation artificielle de Lépidoptères phytophages.	481
Marie-Madeleine BREUGNON, J. R. LE BERRE. — Variation de la formule hémocytaire et du volume d'hémolymph chez la Chenille de <i>Pieris brassicae</i> L.	1
R. CAUSSE. — Étude de la localisation et de la mortalité hivernale des larves de <i>Laspeyresia pomonella</i> L. (<i>Lepidoptera</i> , <i>Tortricidae</i>) en vergers modernes de pommiers de la basse vallée du Rhône	83
Irène CHAMBILLE. — Incidence d'un substrat artificiel sec sur le comportement de ponte des femelles de <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. et F.)....	595
J. D'AGUILAR, J. P. CHAMBON, F. TOUBER. — Les <i>Agromyza</i> mineurs de feuilles de céréales (Diptères <i>Agromyzidae</i>) dans la région parisienne	579
B. DELOBEL et G. BONNOT. — Présence de β -alanyltyrosine chez le Diptère tachinaire <i>Phryxe caudata</i> ROND. Importance relative des acides aminés libres, peptidiques et protéiques.....	493
Sylvie DERRIDJ. — Influence de la température pendant la culture de la variété de pomme de terre Kennebec (<i>Solanum tuberosum</i> L.) sur la biologie du doryphore (<i>Leptinoterea decemlineata</i> SAY, Coléoptère, <i>Chrysomelidae</i>) au laboratoire	339
A. FERRAN, F. BIGLER, J. P. LYON. — Étude des activités enzymatiques des	

glandes salivaires et des intestins de trois insectes prédateurs de pucerons : <i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>Chrysopa perla</i> (Nevroptère, <i>Chrysopidae</i>) et <i>semiadalia 11 notata</i> SCH. (Coléoptères, <i>Coccinellidae</i>).....	513
R. T. GAHUKAR. — Relations entre divers paramètres larvaires et nymphaux selon le sexe et le milieu d'alimentation chez <i>Ostrinia nubilalis</i> HÜBNER..	33
P. F. GALICHET, A. RADISSON. — Présence dans l'agro-écosystème du delta rhodanien d'un hôte intermédiaire de <i>Lydella thompsoni</i> HERTING, Dipt., <i>Tachinidae</i> , parasite de la pyrale du maïs.....	467
P. GRISON, D. MARTOURET, B. SERVAIS, Monique DEVRIENDT. — Pesticides microbiens et environnement	133
G. GROLLEAU. — Toxicité <i>per os</i> , à l'égard du cobaye, de divers nitrophénols utilisés comme herbicides.....	457
E. GUREVITZ. — Contribution à l'étude des Scolytidae. II. — Dynamique des populations du Scolyte méditerranéen <i>Scolytus (Ruguloscolytus) mediterraneus</i> EGGERS en Israël	53
S. HASAN. — Dissémination de champignons phytopathogènes par les gastéropodes. Étude du passage de <i>Colletotrichum lagenarium</i> par le tube digestif de <i>Euparypha pisana</i>	221
G. IPERTI, I. HODEK. — Développement de la diapause chez les femelles de <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN	17
My Hanh LAUNOIS. — Méthode d'étude dans la nature du régime alimentaire du Criquet migrateur <i>Locusta migratoria capito</i> (SAUSS.).....	25
F. LECLANT, G. LABONNE, F. LAURIAUT, M. RENOUST. — Essais d'analogues d'hormones juvéniles sur <i>Myzus persicae</i> SULZ. (<i>Hom. Aphididae</i>) en verger de pêchers	109
D. MUGNIERY, Hélène ZAOUCHI. — Étude critique de la méthode d'échantillonnage des nématodes à kystes dans le sol et de la validité des différents critères d'estimation des populations.....	177
D. MUGNIERY, Hélène ZAOUCHI. — Étude des différents critères, simples et mixtes d'estimation des populations de nématodes à kystes dans le sol. Utilisation d'un indice d'infestation.....	197
D. MUGNIERY. — Établissement d'un modèle de dynamique de population d' <i>Heterodera pallida</i> STONE : applications à un cas pratique de lutte intégrée.....	315
J.-P. NÉNON. — Variations du taux de polyembryonie du parasitoïde <i>Agyniaspis fuscicollis</i> DALM. (Hyménoptère, Encyrtidé) selon la température de développement de ses hôtes.....	161
S. PORTOUT, R. BUES. — L'incidence des migrations d'adultes sur le degré et sur la variabilité structurale de l'hétérogénéité génétique dans les populations naturelles de Lépidoptères <i>Noctuidae</i>	69
J. M. RABASSE, E. BRUNEL, R. DELECOLLE, Joëlle ROUZE-JOUAN. — Influence de la dimension de pièges à eau colorés en jaune sur les captures d'aphides dans une culture de carotte.....	39
H. L. RAYMOND. — Les taons (<i>Diptera, Tabanidae</i>) du département des Hautes-Alpes	443

G. RIBA. — Alimentation des larves de <i>Rhagium inquisitor</i> L. (Coléopt. <i>Cerambycidae</i>) en conditions expérimentales. Rythme prandial, transit intestinal, indices de consommation et de croissance.....	499
Germaine RICOU. — L'action du feu contrôlé en prairies permanentes. Conséquences sur les biocenoses animales.....	559
R. RIEUX. — <i>Matsucoccus pini</i> GREEN (1925) (Homoptera, <i>Margarodidae</i>) dans le sud-est de la France. Variations intraspécifiques. Comparaison avec des espèces les plus proches.....	231
J. L. RIVIÈRE. — Les effets secondaires des pesticides agricoles. I. — Action de quelques fongicides sur le développement et la fécondité de <i>Blattella germanica</i> L.	331
J. L. RIVIÈRE. — Les effets secondaires des pesticides agricoles. II. — Action de quelques herbicides sur la croissance et la fécondité de <i>Blattella germanica</i> (L.).....	543
R. ROEHRICH, J. P. CARLES, Yveline DARRIOUMERLE, P. PARGADE et B. LALLANNE-CASSOU. — Essais en vignoble de phéromones de synthèse pour la capture des mâles de l'Eudémis (<i>Lobesia botrana</i> SCHIFF).....	473
A. ROQUES. — Observations sur la biologie et l'écologie de <i>Pissodes validirostris</i> GYL (Coléoptère, <i>Curculionidae</i>) en forêt de Fontainebleau.....	523
J. A. TORIBIO. — Conséquences de traitements fongicides sur <i>Acrostalagmus aphidum fungi imperfecti</i> pathogène pour les pucerons.....	103
J.-P. VINCENT. — Comportement du Rat musqué (<i>Ondatra zibethicus</i>) vis-à-vis d'appâts offerts sur radeaux.....	211

Mise au point bibliographique.

R. T. GAHUKAR. — Nutrition de la pyrale du maïs <i>Ostrinia nubilalis</i> HÜBNER (<i>Lepidoptera</i> , <i>Pyraustidae</i>).....	119
<i>Chronique des livres</i>	129
<i>Chronique des livres</i>	285
<i>Informations</i>	287

CONTENTS

H. ABDUL-NOUR. — The <i>Dryininae</i> of south France (Hym. <i>Bethyloidea</i> , Fam. <i>Dryininae</i>) biological and taxonomical notes ; description of two new genres	265
M. Y. Y. AHMED, Y. S. SALEM, E. A. ELBADRY. — The reproductive system of the southern cowpea weevil, <i>Callosobruchus maculatus</i> F. (Col. Bruchidae)	134
M. Y. Y. AHMED, E. A. ALBADRY, Y. S. SALEM. — Effects of gamma radiation on the reproductive organs of the southern cowpea weevil <i>Callosobruchus maculatus</i> F.	279
F. BIGLER, A. FERRAN, J. P. LYON. — Rearing of larvae two aphidophagous predators (<i>Chrysopa carnea</i> STEPH. and <i>Chrysopa perla</i> L.) on three artificial diets	551
L. BONNEMAISON. — Action of group effect and of two juvenile hormone analogues on <i>Brevicoryne Brassicae</i> (L.) Homoptera <i>Aphididae</i>)	289
M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Oxidative degradation of ascorbic acid in diets prepared for artificial nutrition of phytophagous lepidoptera.....	481
Marie-Madeleine BREUGNON, J. R. LE BERRE. — Fluctuation of the haemocytar formula and of the Haemolymph volume in the caterpillar <i>Pieris brassicae</i> L.	I
R. CAUSSE. — Codling moth in the Rhône Valley : cocooning sites and winter survival of the mature larvae in modern apple orchards <i>Laspeyresia pomonella</i> L. (Lep. <i>Tortricidae</i>).....	83
Irène CHAMBILLE. — Effect of an artificial dry substrat on the oviposition behaviour of <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. F.)	595
J. D'AGUILAR, J. P. CHAMBON, F. TOUBER. — The <i>Agromyza</i> cereals leaf miners (<i>Diptera Agromyzidae</i>) in the parisian region	579
B. DELOBEL, C. BONNOT. — β -alanyltyrosine in the <i>Tachinidae Phryxe caudata</i> ROND. Relative importance of free peptidic and proteic aminoacids	493
Sylvie DERRIDJ. — Influence of temperature during growing period of the potato Kennebec (<i>Solanum tuberosum</i> L.) on the biology of the Colorado potato beetle (<i>Leptinotarea decemlineata</i> SAY, Coléoptère <i>Chrysomelidae</i>) studied in laboratory	339
A. FERRAN, F. BIGLER, J. P. LYON. — Enzymatic activities of salivary glands and guts of three aphidophagous insects : <i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>C. perla</i> L. (Nevropt., <i>Chrysopidae</i>) and <i>Semiadalia II notata</i> SCHN. (Coléopt., <i>Coccinellidae</i>)	513
R. T. GAHUKAR. — Relations between various larval and pupal parameters as per sex and larval diet of <i>Ostrinia nubilalis</i> HÜBNER.....	33

P. F. GALICHET, A. RADISSON. — Presence in the agrar-ecosystem of the Rhone delta of an alternate host for <i>Lydella thompsoni</i> HERTING, Dipt. <i>Tachinidae</i> , a parasite of the european corn borer.....	467
P. GRISON, D. MARTOURET, B. SERVAIS, Monique DEVRIENDT. — Pesticides and environment	133
G. GROLLEAU. — Oral toxicity of various nitro-phenols used as herbicides in Guinea-pig	457
E. GUREVITZ. — Contribution to the study of the <i>Scolytidae</i> . II. — Population dynamics of <i>Scolytus (Ruguloscolytus) mediterraneus</i> EGGERS in Israël..	53
S. HASAN. — Study of the passage of a plant pathogenic fungus, <i>Colletotrichum lagenarium</i> through the gut of <i>Euparypha pisana</i>	221
G. IPERTI, I. HODEK. — Development of diapause in the females of <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN	17
My Hanh Launois. — Method for studying the diet of the migratory locust (<i>Locusta migratoria capito</i> (SAUSS)) under natural conditions.....	25
F. LECLANT, G. LABONNE, F. LAURIAUT, M. RENOUST. — Tests of juvenile hormone analogues on <i>Myzus persicae</i> SULZ. (<i>Hom. Aphididae</i>) in peach orchards	109
D. MUGNIERY, Hélène ZAOUCHI. — Critical study of the cyst nematode sampling in the soil and of the confidence of the various criteria for estimating the populations	177
D. MUGNIERY, Hélène ZAOUCHI. — Study of the different standard and mixed criteria for estimating the cyst nematodes populations in the soil. Use of a contamination criterion.....	197
D. MUGNIERY. — Mathematical model of the population dynamics of <i>Heterodera pallida</i> STONE. Possibilities of utilization in a practical case of integrated control	315
J.-P. NENON. — Changes in the rate of polyembryony of the parasitoid <i>Ageniaspis fuscicollis</i> DALM. according to the developmental temperature of its hosts	161
S. POITOUT, R. BUES. — Incidence of adult migrations on the level and the structural variability of the genetic heterogeneity among the natural populations of <i>Lepidoptera Noctuidae</i>	69
J. M. RABASSE, E. BRUNEL, R. DELECOLLE, Joëlle ROUZE-JOUAN. — Effect of the size of the yellow water pans on the catches of aphids in a carrot field.	39
H. L. RAYMOND. — The horse-flies (Dipt., <i>Tabanidae</i>) of the upper Alps department I general methods, main results and species list.....	443
G. RIBA. — Qualitative and quantitative study of alimentation of <i>Rhagium inquisitor</i> larvae : circadian rythm of feeding, consumption and utilization of food	499
Germaine RICOU. — Effect of controlled fire in permanent pastures. Importance on animals biocenosis.....	559
R. RIEUX. — <i>Matsucoccus pini</i> GREEN (1925) (<i>Homoptera, Margarodidae</i>) in south eastern France intraspecific variations. Comparison with the more related species	231

J. L. RIVIERE. — After effects of pesticides used in agriculture. I. — Action of some fungicides on the development and the fecundity of <i>Blattella germanica</i> (L.)	331
J. L. RIVIERE. — After-effects of pesticides used in agriculture. II. — Action of some herbicides on the growth and the fecundity of <i>Blattella germanica</i> (L.)	543
R. ROEHRICH, J. P. CARLES, Yveline DARRIOUMERLE, P. PARGADE, B. LALLANNE-CASSOU. — Experiments in vineyard of synthetic pheromones for trapping males of the grape vine moth <i>Lobesia botrana</i> SCHIFF.	473
A. ROQUES. — Notes on the biology and the ecology of <i>Pissodes validirostris</i> GYLL. (Coleoptera, Curculionidae) in the Fontainebleau forest.	523
J. A. TORIBIO. — Consequences of fungicidal treatments on <i>Acrostalagmus aphidum</i> (Fungi imperfecti) pathogenic to aphids	103
J. P. VINCENT. — Muskrat behaviour (<i>Ondatra zibethicus</i>) towards baits proposed on rafts.	211
<i>Bibliographical review</i>	
R. T. GAHUKAR. — Nutrition of the European corn borer, <i>Ostrinia nubilalis</i> HÜBNER (Lepidoptera, Pyraustidae)	119
<i>Book reviews</i>	129
<i>Books review</i>	285
<i>Informations</i>	287

COLLOQUE FRANCO-TCHÉCOSLOVAQUE

L'Influence des facteurs de l'environnement
sur le déclenchement et la levée de la diapause
chez les insectes et particulièrement chez les aphidiphages
Prague, 3-9 juin 1974

R. G. ABOU-ELELA, M. VERDIER. — Préparation et poursuite de l'hibernation larvaire du pyrgomorphe en Provence.	517
M. CANARD. — La diapause chez <i>Chrysopa perla</i> (L.) (Neuroptera Chrysopidae). Induction et élimination dans des conditions naturelles et expérimentales.	383
Suzel FUZEAU-BRAESCH, S. ISMAIL. — La diapause d'une espèce univoltine : <i>Gryllus campestris</i> L. (Orthopt.) : facteurs externes et programmation	349
I. HODEK. — Modification de la sensibilité à la photopériode au cours de la diapause et après pour trois espèces d'insectes.	405
A. HONĚK. — Maintien et disparition de la coloration hivernale chez <i>Chrysopa carnea</i> : rapports avec le déroulement de la diapause (Neur. Chrysop.) ..	411
G. IPERTI. — La diapause imaginale chez les Coccinellidae.	381
I. NOVAK. — Quelques relations existant entre diapause et migration chez <i>Autographa gamma</i> L. et quelques autres espèces de Noctuelles.	339
M. PORAS. — Influence de la photopériode et de la température sur quelques aspects de la diapause imaginale chez les femelles de <i>Tetrix undulata</i> (sow.) (Orthoptère, Tetrigidae)	373

M. VERDIER. — Notes sur la double hibernation de <i>Pezotettix giornai</i> ROSSI (Acrid. Catantop.)	429
J. VOEGELE. — La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les <i>Aelia</i> (Heteroptera, Pentatomidae) et les Trichogrammes (Hymenoptera, Trichogrammatidae)	367

COLLOQUE FRANCO-TCHÉCOSLOVAQUE

R. G. ABOU-ELELA, M. VERDIER. — Initiation and progress of the nymphal overwintering for pyrgomorpha in south France	417
M. CANARD. — Diapause in <i>Chrysopa perla</i> (L.) (Neuroptera, Chrysopidae). Induction and termination under natural and experimental conditions ..	383
Suzel FUZEAU-BRAESCH and S. ISMAIL. — Diapause in a univoltine species : (one generation per year) <i>Gryllus campestris</i> (L.) (Orthopt.) external factors and programming	349
I. HODEK. — Modifications of the photoperiod response in three insect species	405
A. HONĚK. — Maintenance and termination of winter coloration in <i>Chrysopa carnea</i> (Neur. Chrysop.) : relationships to the development of diapause ..	411
G. IPERTI. — Imaginal diapause in the Coccinellidae	381
I. NOVAK. — Relations between diapause and migration in <i>Autographa gamma</i> L. and various other species of noctuids	339
M. PORAS. — The influence of the photoperiod of temperature on some aspects of imaginal diapause in the female <i>Tetrix undulata</i> (sow.), Orthoptera, Tetrigidae	373
M. VERDIER. — Notes on the twofold hibernation of <i>Pezotettix giornai</i> ROSSI (Acrid. Catantop.)	429
J. VOEGELE. — Diapause and heterogeneity of development in <i>Aelia</i> (Heteroptera, Pentatomatidae) and in Trichogrammatidae (Hymenoptera, Trichogrammatidae)	367

CONTENTS

H. L. RAYMOND. — The horse-flies (<i>Diptera</i> , <i>Tabanidae</i>) of the upper Alps department I general methods, main results and species list	443
G. GROLLEAU. — Oral toxicity of various nitro-phenols used as herbicides in Guinea-pig..	457
P. F. GALICHET, A. RADISSON. — Presence in the agrar-ecosystem of the Rhone delta of an alternate host for <i>Lydella thompsoni</i> HERTING, <i>Diptera Tachinidae</i> , a parasite of the european corn borer	467
R. ROEHRICH, J. P. CARLES, Yveline DARRIOUMERLE, P. PARGADE, B. LALANNE-CASSOU. — Experiments in vineyard of synthetic pheromones for trapping males of the grape vine moth <i>Lobesia botrana</i> SCHIFF.....	473
M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Oxidative degradation of ascorbic acid in diets prepared for artificial nutrition of phytophagous lepidoptera.....	481
B. DELOBEL, G. BONNOT. — β -alanyltyrosine in the <i>Tachinidae Phryxe caudata</i> ROND. Rela- tive importance of free peptidic and proteic aminoacids.....	493
G. RIBA. — Qualitative and quantitative study of alimentation of <i>Rhagium inquisitor</i> larvae : circadian rythm of feeding, consumption and utilization of food	499
A. FERRAN, F. BIGLER, J. P. LYON. — Enzymatic activities of salivary glands and guts of three aphidophagous insects : <i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>C. perla</i> L. (Nevropt., <i>Chry-</i> <i>sopidae</i>) and <i>Semiadalia II notata</i> SCHN. (Coleopt., <i>Coccinellidae</i>)	513
A. ROQUES. — Notes on the biology and the ecology of <i>Pissodes validirostris</i> GYLL. (Coleopt., <i>Curculionidae</i>) in the Fontainebleau forest	523
J. L. RIVIERE. — After-effects of pesticides used in agriculture. II. — Action of some her- bicides on the growth and the fecundity of <i>Blattella germanica</i> (L.)	543
F. BIGLER, A. FERRAN, J. P. LYON. — Rearing of larvae two aphidophagous predators (<i>Chrysopa carnea</i> STEPH. and <i>Chrysopa perla</i> L.) on three artificial diets	551
Germaine RICOU. — Effect of controlled fire in permanent pastures. Importance on animals biocenosis	559
J. D'AGUILAR, J. P. CHAMBON, F. TOUBER. — The <i>Agromyza</i> cereals leaf miners (Dipt. <i>Agro-</i> <i>myzidae</i>) in the parisian region.....	579
Irène CHAMBILLE. — Effect of an artificial dry substrat on the oviposition behaviour of <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. F.).....	595
Books review	609

Contents, see at the end of the issue

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour ses collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $19 \times 12,5$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9×12 ; 4 photos : $9 \times 5,5$; 6 photos : $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 4-1977

Dépôt légal : 2^e trimestre 1977. N^o d'impression : 2065

CPPAP n^o 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1977	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an	270 F	296 F	65 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n°s par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an	210 F	232 F	65 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an ..	240 F	264 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an	240 F	264 F	85 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an	125 F	140 F	85 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 n°s par an (1)	270 F	296 F	65 F

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à :
« Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas ».

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 60 F — Étranger sauf R. F. A. : 70 F
— Le numéro : France : 20 F — Étranger sauf R. F. A. : 25 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Seguy. 152 p. et une carte, 1975	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974	53,50 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974	53,50 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974	52,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974	35,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973	150,00 F
Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974	150,00 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974	85,00 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S. 549 p., 1973	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972	60,00 F

Les demandes d'abonnements (à l'exception des abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique*) et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

H. L. RAYMOND. — Les taons (<i>Diptera</i> , <i>Tabanidae</i>) du département des Hautes-Alpes..	443
G. GROLEAU. — Toxicité <i>per os</i> , à l'égard du cobaye, de divers nitrophénols utilisés comme herbicides	457
P. F. GALICHET, A. RADISSON. — Présence dans l'agro-écosystème du delta rhodanien d'un hôte intermédiaire de <i>Lydella thompsoni</i> HERTING, <i>Dipt.</i> , <i>Tachinidae</i> , parasite de la pyrale du maïs	467
R. ROEHRICH, J. P. CARLES, Yveline DARRIOUMERLE, P. PARGADE, B. LALANNE-CASSOU. — Essais en vignoble de phéromones de synthèse pour la capture des mâles de l'Eudémis (<i>Lobesia botrana</i> SCHIFF)	473
M. BOUNIAS, G. BONNOT. — Dégradation oxydative de l'acide ascorbique dans les milieux d'alimentation artificielle de lépidoptères phytophages.....	481
B. DELOBEL, G. BONNOT. — Présence de β -alanyltyrosine chez le diptère tachinaire <i>Phryxe caudata</i> ROND. Importance relative des acides aminés libres, peptidiques et protéiques	493
G. RIBA. — Alimentation des larves de <i>Rhagium inquisitor</i> L. (Coléopt. <i>Cerambycidae</i>) en conditions expérimentales, rythme prandial, transit intestinal, indices de consommation et de croissance.....	499
A. FERRAN, F. BIGLER, J. P. LYON. — Étude des activités enzymatiques des glandes salivaires et des intestins de trois insectes prédateurs de pucerons : <i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>Chrysopa perla</i> (Nevropt., <i>Chrysopidae</i>) et <i>Semiadalia II notata</i> SCH. (Coléopt., <i>Coccinellidae</i>).....	513
A. ROGUES. — Observations sur la biologie et l'écologie de <i>Pissodes validirostris</i> GYL (Coléopt., <i>Curculionidae</i>) en forêt de Fontainebleau	523
J. L. RIVIÈRE. — Les effets secondaires des pesticides agricoles. II. — Action de quelques herbicides sur la croissance et la fécondité de <i>Blatella germanica</i> (L.).....	543
F. BIGLER, A. FERRAN, J. P. LYON. — L'élevage larvaire de deux prédateurs aphidiphages (<i>Chrysopa carnea</i> STEPH., <i>Chrysopa perla</i> L.) à l'aide de différents milieux artificiels..	551
Germaine RICOU. — L'action du feu contrôlé en prairies permanentes. Conséquences sur les biocénoses animales	559
J. D'AGUILAR, J.-P. CHAMBON, F. TOUBER. — Les <i>Agromyza</i> mineurs de feuilles de céréales (<i>Dipt. Agromyzidae</i>) dans la région parisienne	579
Irène CHAMBILLE. — Incidence d'un substrat artificiel sec sur le comportement de ponte des femelles de <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. et F.).....	595
Chronique des Livres	609

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents